[illegible]
QK1
.R44
1905
v.17

REVUE GÉNÉRALE

DE

BOTANIQUE

DIRIGÉE PAR

M. Gaston BONNIER

MEMBRE DE L'INSTITUT,

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA SORBONNE

17

TOME DIX-SEPTIÈME

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
1, RUE DANTE, 1

1905

SHOUT
SHARE
IT

REVUE GÉNÉRALE

DE

BOTANIQUE

REVUE GÉNÉRALE

DE

BOTANIQUE

DIRIGÉE PAR

M. Gaston BONNIER

MEMBRE DE L'INSTITUT,

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA SORBONNE

TOME DIX-SEPTIÈME

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
1, RUE DANTE, 1

1905

Mo.Bot Garden
1906

REVUE GÉNÉRALE

DE

BOTANIQUE

DIRIGÉE PAR

M. Gaston BONNIER

MEMBRE DE L'INSTITUT,
PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA SORBONNE

TOME DIX-SEPTIÈME

Livraison du 15 Janvier 1905

Nº 193 ✓

Entered at the New-York Post Office
as Second Class matter.

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
1, RUE DANTE, 1
1905

LIVRAISON DU 15 JANVIER 1905

Pages

ÉTUDES SUR LES MYCORHIZES ENDOTROPHES (avec planches et figures dans le texte), par **M. I. Gallaud**. 5

PLANCHES CONTENUES DANS CETTE LIVRAISON

Planches 1 à 4. — Mycorhizes endotrophes.

Cette livraison renferme en outre quatre figures dans le texte.

MODE DE PUBLICATION & CONDITIONS D'ABONNEMENT

La **Revue générale de Botanique** paraît le 15 de chaque mois et chaque livraison est composée de 32 à 48 pages avec planches et figures dans le texte.

Le prix annuel (payable d'avance) est de :

20 fr. pour Paris, les Départements et l'Algérie.

22 fr. 50 pour l'Étranger.

Aucune livraison n'est vendue séparément.

Adresser les demandes d'abonnements, mandats, etc., à M. l'Administrateur de la LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT, 1, rue Dante, à Paris.

Adresser tout ce qui concerne la rédaction à M. Gaston BONNIER, professeur à la Sorbonne, 15, rue de l'Estrapade, Paris.

Il sera rendu compte dans les revues spéciales *des ouvrages, mémoires ou notes dont un exemplaire aura été adressé au Directeur de la Revue générale de Botanique. De plus l'ouvrage envoyé sera annoncé immédiatement sur la couverture.*

Les auteurs des travaux insérés dans la *Revue générale de Botanique* ont droit gratuitement à vingt-cinq exemplaires en tirage à part.

ÉTUDES
SUR LES
MYCORHIZES ENDOTROPHES

par I. GALLAUD

(Planches I à IV).

HISTORIQUE ET INTRODUCTION

Les racines de la plupart des plantes sont habitées par des champignons filamenteux, d'une façon constante pour quelques-unes d'entr'elles, pour le plus grand nombre d'une façon irrégulière, sinon accidentelle. L'existence de ces champignons a été signalée peu avant le milieu du siècle dernier, et depuis, un grand nombre de chercheurs se sont attachés à leur étude, s'appliquant à les bien faire connaître et à préciser le rôle qu'ils jouent dans la racine. C'est l'ensemble de ces travaux que je vais d'abord exposer afin de donner une idée de l'état actuel de la question, des résultats acquis et des problèmes qu'elle a soulevés.

L'histoire des recherches sur les racines à champignons comprend 3 périodes principales depuis ses origines jusqu'à nos jours :

Dans la 1^re^, qui s'étend de 1840 à 1885, les auteurs constatent la présence fréquente de mycélium dans l'intérieur des racines ou à leur surface, mais sauf de rares exceptions n'en font pas une étude spéciale et s'inquiètent peu du rôle de ces champignons.

Au début de la 2^e^ période (1885-1894), Frank émet l'hypothèse que les champignons en question vivent en symbiose avec les racines. Sous l'influence de cette idée nouvelle, grosse de conséquences, de nombreux chercheurs se mettent à l'œuvre pour la vérifier et étendre nos connaissances en ces matières.

Dans la 3^e^ période, qui débute au moment des derniers travaux de Frank, et va de 1894 à nos jours, ces études se continuent et se précisent par des recherches cytologiques sur le champignon et les cellules de son hôte en même temps que de nombreuses théories se font jour pour expliquer les rapports réciproques des deux plantes vivant en commun.

§ 1er. PREMIÈRE PÉRIODE (1840-1885). — Dès 1840, on a signalé des modifications dans les racines infestées sans d'ailleurs les rattacher à la présence d'un organisme étranger. Hartig (40) [1], dès ce moment, découvre le manchon qui entoure les extrémités des fines radicelles des Conifères et le réseau formé entre les cellules superficielles. Ryland fait des constatations analogues dans le *Monotropa Hypopitys*. En 1843, Gottsche et Schleiden, d'après Leitgeb (81), signalent dans les cellules des Muscinées l'existence de tubes qu'ils prennent pour des vaisseaux accessoires. En 1846, Reissek (46), le premier, se rend compte de la nature mycélienne des filaments qu'il rencontre dans beaucoup de cellules. Il en tente même la culture et retire des *Fusisporium* de racines d'Orchidées. Après lui, Schleiden (49) dans le *Neottia*, Irmisch (53), Prillieux (56), Fabre (55,56) dans des Orchidées variées, aperçoivent des pelotons de filaments enroulés sans reconnaître leur origine et c'est Schacht (54) qui, en 1854, établit leur vraie nature. En 1869, Milde (69) dans les *Botrychium* et Russow (72) en 1872 dans les *Ophioglossum* et les *Botrychium* signalent la présence de champignons internes que Reinke (73) retrouve en 1873 dans les rhizomes des *Corallorhiza* et des *Epipogoon*. La même année, Drude (73) étudie le champignon interne du *Neottia* et le manchon extérieur du *Monotropa Hypopitys*. Ce travail reporte l'attention sur les mycorhizes des arbres : en 1876, Boudier (76) et en 1885 Rees (85) croient voir des relations entre les *Elaphomyces* et ces racines. Mais c'est surtout l'important travail de Kamiensky (81) en 1881 sur le *Monotropa* et les arbres forestiers, qui donne une grande impulsion aux recherches sur les mycorhizes.

L'auteur démontre en effet la présence constante du manchon mycélien sur les racines de la plante attaquée et émet pour la première fois, d'une façon nette, l'hypothèse de l'existence d'une symbiose entre le champignon et son hôte pour le plus grand avantage des deux plantes.

---

[1] Les chiffres entre parenthèses qui suivent un nom d'auteur représentent les deux derniers chiffres de l'année de la publication de son mémoire et renvoient à l'index bibliographique.

Pendant ce temps, l'étude des champignons internes n'est pas négligée : en 1879 Kny et Böttger (79) signalent l'infection des Marchantiacées ; en 1884, Mollberg (84) publie une sorte de monographie des endophytes des Orchidées pendant que Treub (84, 86, 88, 90), la même année et les années suivantes, Bruchmann (85) en 1885, Solms-Laubach (84) et Gœbel (87) consacrent de nombreux mémoires à l'étude des Lycopodiacées et signalent les champignons qui habitent ces dernières plantes et surtout leurs prothalles.

§ 2. — **Deuxième période** (1885-1894). L'hypothèse d'une symbiose entre le champignon et son hôte avait déjà été émise, à l'époque où nous arrivons, par Pfeffer (77), Kamiensky (81), Treub (84) et Gœbel (87), mais c'est Frank qui, dans deux mémoires parus en 1885, la précise, en signale l'importance et enfin institue des expériences pour en démontrer la réalité. A partir de ce moment, l'étude des mycorhizes est poursuivie très activement par Frank lui-même et ses élèves. Dans une série de mémoires publiés de 1885 à 1894 le célèbre professeur de Berlin montre l'abondance des mycorhizes dans les plantes les plus diverses : racines de Conifères et d'Amentacées où le champignon est externe (*mycorhizes ectotrophes*), racines d'Orchidées, d'Ericacées, d'Empétrées où il est interne (*mycorhizes endotrophes*). Il étudie aussi les tubercules radicaux des Légumineuses et des Aunes. Il fait remarquer la constance de l'infection dans toutes ces plantes et émet l'hypothèse d'une symbiose étroite entre elles et leur champignon. Dans le cas des mycorhizes ectotrophes, le manchon mycélien se substituerait aux poils rhizoïdes dont il remplirait les fonctions. Les champignons absorberaient ainsi pour les céder à la plante les sels minéraux et les aliments organiques azotés renfermés dans l'humus, où Frank a montré que les mycorhizes ectotrophes prennent leur plus haut développement. En retour, la plante céderait aux champignons les matériaux hydrocarbonés qu'elle fabrique. Pour justifier cette hypothèse, Frank fait l'expérience suivante : 15 hêtres semés dans l'humus se développent normalement tandis que des semis comparables faits sur de l'humus stérilisé à la vapeur d'eau ou sur du sable quartzeux donnent des plantes qui meurent ou restent fort rabougries.

En même temps, Frank, par de nombreuses analyses, montre que les mycorhizes sont toujours exemptes d'azotates, prouvant ainsi que les racines à champignons n'absorbent pas l'azote sous la forme nitrique comme la plupart des plantes mais sous la forme de composés organiques.

Pour les mycorhizes endotrophes, en particulier pour celles des Orchidées, Frank a d'abord admis un pareil mode de nutrition par l'intermédiaire des champignons qui puiseraient l'azote directement dans les matières organiques de l'humus pour le céder ensuite à la plante. Mais ayant remarqué combien sont rares les communications de ces endophytes avec l'extérieur, il en vient à penser que la plante-hôte se procure des aliments azotés en digérant le champignon lui-même qui en contient beaucoup à son intérieur.

Cette théorie sur le mode de nutrition des plantes à mycorhizes, en particulier des arbres des forêts, et la nouvelle interprétation qui en résulte de l'utilisation de l'humus par les plantes ont un grand retentissement et suscitent de nombreuses recherches dans toutes les directions. Je ne parlerai pas des nombreux travaux relatifs aux tubercules des Légumineuses, des Aunes, et des plantes infestées d'une façon analogue, travaux qui ont enrichi nos connaissances sur le mode de fixation de l'azote atmosphérique dans les tissus végétaux. L'endophyte est vraisemblablement ici d'une nature très spéciale (bactérie ou hyphomycète très-inférieur) et ne rentre pas dans le cadre de cette étude. Mais en dehors de ces recherches, les travaux sur les mycorhizes proprement dites sont nombreux. On étudie de près la constitution de l'humus et la distribution des champignons qui l'habitent. P. E. Muller (86, 89) en 1886 et en 1889 consacre plusieurs mémoires à cette question. Parmi les plantes infestées, les Angiospermes saprophytes attirent surtout l'attention. Johow (85, 89), Thomas (93), Groom (94, 95) signalent dans bon nombre d'entre elles la présence de mycorhizes et s'efforcent de mettre en relief le rôle des endophytes dans ces plantes dépourvues de chlorophylle. Wahrlich (86) en 1886 fait une étude systématique des Orchidées et montre que toutes sont infestées. Il établit d'une façon définitive la constitution mycélienne des corps jaunâtres aperçus depuis longtemps dans ces plantes et désignés sous le nom de

« corps de dégénérescence »; il cultive, à partir des racines, des champignons filamenteux à spores *Fusarium* et périthèces de *Nectria*, qu'il croit être l'endophyte. Peu après Schlicht (89) signale la grande extension des mycorhizes endotrophes et en représente quelques-unes. Les plantes inférieures ne sont pas négligées et Kuhn (89) étudie les Marattiacées et leur mycorhizes, Grevillius (95) les *Botrychium*, pendant que Gœbel (91) complète nos connaissances sur les Hépatiques infestées.

§ 3. — Troisième Période (1895-1904). — Dans cette troisième période l'étude des mycorhizes se poursuit encore plus activement. Les expériences et les théories de Frank presque universellement admises pendant la période précédente sont étudiées de plus près et discutées. Un grand nombre d'auteurs présentent à leur tour, sur le rôle des mycorhizes, de nouvelles hypothèses fondées sur une connaissance plus étendue de ces organes et sur des études d'anatomie et de biologie comparées plus exactes. En même temps on aborde l'examen cytologique précis des cellules infestées pour mieux comprendre le mécanisme des échanges entre la plante et le champignon.

Les mycorhizes ectotrophes entrent pour une bonne part dans ces travaux. Sarauw (93,04) publie en 1893 et en 1904, principalement sur les arbres forestiers, d'importantes études dans lesquelles il montre que les champignons ne sont pas aussi indispensables que le prétend Frank pour le bon développement des arbres ; beaucoup de racines s'en affranchissent par une croissance suffisamment rapide ; la formation des mycorhizes n'est fréquente que dans le sol des forêts couvert de feuilles et n'est due qu'à l'abondance des champignons aptes à les produire ; elle ne résulte nullement de la nécessité de la symbiose. De l'ensemble de ses observations et expériences, Sarauw conclut que l'arbre supporte le champignon parce que ce dernier ne lui nuit point, mais il lui semble peu probable que la plante en retire quelque avantage. Von Tubeuf (96,03) s'occupe aussi des arbres forestiers chez lesquels il signale la présence de mycorhizes endotrophes, formes presque aussi fréquentes que les mycorhizes ectotrophes. Dans ces dernières, il constate que, contrairement à l'opinion de Frank, les poils radicaux n'ont pas disparu totalement et sont encore fonctionnels ; de plus, toutes les racines ne sont pas transformées en mycorhizes. Aussi croit-il que les plantes mycotrophes absorbent elles-mêmes et directement les sels minéraux, tandis que le champignon intervient seulement pour transformer les éléments azotés du sol en nitrates que la racine peut ensuite absorber elle-même. A. Möller (02,03) contredit également par ses expériences l'opinion de Frank sur l'influence de l'humus dans la formation des mycorhizes ectotrophes en montrant que les mycorhizes du *Pinus sylvestris* prennent leur plus grand développement dans les sols pauvres en humus.

Mais dans ces dernières années, c'est surtout à propos des mycorhizes endotrophes qu'on s'est livré aux travaux les plus étendus et qu'on a cherché à résoudre le problème de la symbiose des plantes et des champignons de leurs racines. En particulier les Orchidées, à cause de la constance de leur infection et de leurs nombreuses singularités qu'on s'est efforcé de rattacher à la présence des endophytes, ont attiré beaucoup l'attention des botanistes. En 1898 paraît un travail de Chodat et Lendner (98) sur le *Listera cordata* et un autre de Dangeard et Armand (98) sur les *Ophrys*. En 1900, Magnus (00) publie une étude très complète sur l'endophyte du *Neottia Nidus-avis*. Il distingue nettement parmi les cellules infestées celles où le champignon est digéré et meurt (Verdaüüngszellen) et où se forment les « corps de dégénérescence » qui sont le résultat de cette digestion, et les cellules où se forment des pelotons serrés, restant vivants (Pilzwirthzellen). C'est dans ces dernières que le champignon puise sa nourriture (principalement les hydrates de carbone), tandis qu'au contraire dans les Verdaüüngszellen la plante s'enrichit du produit de la digestion du champignon. L'auteur accompagne ces considérations d'une étude cytologique très soignée où il met en évidence l'action exercée par l'introduction du champignon étranger sur les cellules de la plante, sur leur contenu et en particulier sur leur noyau. L'année suivante (1901), Noël Bernard (01) reprend l'étude du *Neottia* ainsi que celle des Orchidées, de la Ficaire et de la Pomme de terre. Il retire des racines de ces plantes de nombreux *Fusarium* qu'il croit être la forme libre de l'endophyte. La comparaison attentive des différents stades du développement annuel des Ophrydées avec ceux de la marche de l'infection dans leurs racines l'amène à penser qu'il y a un rapport étroit entre l'infection et la tubérisation de ces plantes. Il appuie cette hypothèse de l'étude de faits comparables dans le *Neottia*, les Ophrydées et la Ficaire et donne le résultat d'expériences faites sur la Pomme de terre qu'il explique de la même façon. De plus il montre que la présence de champignons est nécessaire à la germination des graines d'Orchidées et explique ainsi les phénomènes de tubérisation dont leurs plantules sont le siège. Peu après Noël Bernard (03, 04) parvient à isoler le véritable endophyte des plantules d'Orchidées et provoque à volonté, en tube stérile, la germination si difficile de certaines de ces plantes [1].

En dehors des Orchidées, les mycorhizes ont été aussi l'objet de recherches nombreuses. En 1897 Janse (97) publie une longue étude morphologique sur les endophytes des plantes de la forêt vierge de Tjibodas (Java). Il pense que les champignons vivent dans les racines en utilisant les hydrates de carbone qu'elles contiennent et qu'ils fixent directement l'azote de l'air pour en faire des composés organiques azotés qu'ils abandonnent en partie à la plante. Vers la même époque Mac Dougall (98, 99) et Penzig (01) apportent de nouvelles contributions à l'étude des Angiospermes saprophytes infestées et le premier de ces auteurs tire de ses études de nombreuses preuves de l'intervention des champignons dans la nutrition des plantes.

En 1900, Stahl (00) publie un travail très étendu de biologie comparée sur les plantes autotrophes et mycotrophes qui l'amène à donner une nouvelle interprétation du rôle des champignons symbiotiques. Il commence par établir par de nombreux exemples pris dans tout le règne végétal que les plantes munies d'appareil d'absorption et de transpiration très développés, c'est-à-dire parcourues par un fort courant d'eau, produisent de l'amidon dans leur tissu assimilateur, tandis que celles qui absorbent et rejettent peu d'eau forment de préférence des sucres dans ces mêmes tissus. Les premières, grâce à ce courant d'eau abondant, peuvent absorber en quantité suffisante les sels minéraux nécessaires à leur nutrition

---

[1] Le présent mémoire a déjà été publié sous forme de thèse de doctorat, dès le mois de juin 1904. Il est donc antérieur au travail de N. Bernard (*Recherches expérimentales sur les Orchidées*) paru dans cette *Revue* à la fin de 1904. C'est ce qui explique que je ne signale pas ce dernier travail qui pourrait sembler antérieur au mien et que j'ai tenu compte uniquement des faits publiés par l'auteur dans les deux notes préliminaires signalées dans l'Index bibliographique.

(plantes autotrophes); elles sont dépourvues de mycorhizes. Les secondes au contraire sont toujours infestées (plantes mycotrophes) et ce n'est que par l'intermédiaire de leurs champignons dont le pouvoir osmotique est considérable qu'elles peuvent puiser dans le sol les éléments minéraux qui leur sont indispensables. Pour les plantes dont les moyens d'absorption et de transpiration sont réduits, la symbiose est surtout nécessaire quand elles vivent dans l'humus des forêts. Les champignons menant une vie indépendante y sont en effet très abondants; la lutte pour l'absorption des sels minéraux y est très vive et serait fatale aux plantes mal armées dans ce sens si elles n'avaient des champignons dans leurs racines. Stahl justifie cette interprétation des phénomènes de la vie dans l'humus en montrant expérimentalement que des pieds de *Linum usitatissimum* et de *Lepidium sativum*, plantés dans l'humus des forêts, y poussent difficilement tandis que des semis comparables faits sur le même humus, stérilisé et débarrassé ainsi des champignons, y prennent un grand développement.

En 1902, Shibata (02) publie une étude cytologique très soignée des mycorhizes du *Podocarpus*, du *Psilotum*, de l'*Alnus* et du *Myrica*. Il montre que dans ces plantes les champignons endophytes, de nature inconnue d'ailleurs mais sûrement différents, sont soumis de la part des cellules-hôtes à une digestion plus ou moins complète. Partageant les idées de Frank et de Magnus à ce sujet, il pense que c'est ainsi que la plante tire profit du champignon en même temps qu'elle utilise les substances minérales que ce dernier puise dans le milieu extérieur comme l'a reconnu Stahl. Comme confirmation des données fournies par la cytologie, il retire des racines de *Podocarpus* un extrait à propriétés diastasiques, digérant la fibrine en milieu acide. Pour Shibata cette diastase serait produite par les cellules-hôtes et serait l'agent de la digestion intracellulaire des endophytes.

Petri (03) reprend les études de Shibata sur divers *Podocarpus* et s'applique à élucider le rôle des organes que Janse a trouvés en grand abondance dans les endophytes et qu'il a nommés des *sporangioles*. C'est dans les sporangioles que s'accumuleraient les substances azotées absorbées par l'endophyte dans le milieu extérieur, et la cellule-hôte digérant ces substances en ferait son profit. Comme Shibata, Petri retire en effet des racines de *Podocarpus* un extrait glycérique qui liquéfie l'albumine.

Pendant que ces recherches délicates se poursuivent sur les plantes supérieures l'étude des mycorhizes des Cryptogames n'est pas négligée. En 1898, Bruchmann (98) dans un mémoire étendu donne l'ensemble de ses recherches sur les prothalles et les plantules des Lycopodes de nos pays, Lang (99) étudie le prothalle du *Lycopodium clavatum* et ses endophytes. On revient aussi à l'examen des Hépatiques infestées. Janse (97), en avait déjà signalé et étudié une en 1897 ; Nemec (99,04) en 1899 décrit l'infection du *Calypogeia trichomanis* et complète son travail en 1904. Golenkine (02) étend aux Marchantiacées le bénéfice de l'infection qu'on croyait limité aux Jungermanniacées d'après les idées de Stahl. La même année, Beauverie étudie le *Fegatella conica*, et en retire un champignon qu'il croit être l'endophyte. Enfin récemment Garjeanne (03) et Peklo (04) font connaître le résultat de leurs recherches sur les Hépatiques infestées et concluent que les champignons qu'elles hébergent sont de simples parasites.

Comme nous pouvons le voir par le rapide exposé historique qui précède, l'étude des mycorhizes depuis Frank s'est précisée et spécialisée dans cette troisième période. D'un côté certains auteurs ont orienté leurs travaux uniquement vers les mycorhizes ectotrophes. Sans abandonner entièrement les théories de Frank, ils ont une tendance à ne plus leur accorder une aussi grande importance.

D'un autre côté, les mycorhizes endotrophes ont été l'objet de travaux importants. Elles ont donné lieu soit à des recherches de biologie comparée comme l'ont fait Stahl et N. Bernard, soit à des monographies où l'étude cytologique a été poussée très loin comme dans les travaux de Magnus, Shibata et Petri. Ces derniers auteurs abandonnant les méthodes un peu *a priori* de Frank ont cherché à surprendre l'action du champignon au point précis où elle s'exerce réellement, c'est-à-dire dans la cellule infestée elle-même. Les résultats fort intéressants obtenus par ces derniers ne concernent qu'un petit nombre de plantes (*Neottia* et *Podocarpus*) où justement les endophytes sont fort complexes et dans un état de digestion plus ou moins avancé. J'ai pensé qu'il y aurait intérêt à étudier et à faire connaître des types plus simples que les précédents.

§ 4. — Plan de ce travail. — Dans ce but j'ai entrepris l'étude morphologique et cytologique d'un grand nombre de mycorhizes endotrophes prises parmi les plantes de nos pays [1]. Ce travail n'a jamais encore été fait d'un façon systématique. Schlicht a étudié un grand nombre de plantes, mais il n'a donné le résultat détaillé de ses recherches que pour quelques unes d'entre elles, se contentant pour le plus grand nombre, de signaler simplement la présence ou l'absence de l'infection. Stahl a agi de même. Seul Janse a publié une étude morphologique d'ensemble sur les mycorhizes des plantes tropicales de la forêt vierge. Il y avait grand intérêt à faire de même pour les plantes de nos pays. J'ai pu constater, qu'en dehors des types bien connus des Orchidées et des *Podocarpus,* il existait un grand nombre d'autres formes d'endophytes plus simples, se rangeant en séries bien distinctes les unes des autres, de complication croissante et permettant de s'expliquer facilement la structure complexe des mycorhizes des Orchidées.

La description des exemples les plus saillants de chacune de ces séries constituera le premier chapitre de ce travail.

Dans un second chapitre, je ferai l'étude détaillée des différents organes des champignons et de leurs fonctions.

Le troisième chapitre sera consacré à l'étude des actions réciproques du champignon et de la racine l'un sur l'autre.

Dans un quatrième chapitre j'exposerai les tentatives que j'ai faites pour déterminer la nature de l'endophyte, l'isoler et le cultiver.

Enfin, dans un dernier chapitre, j'exposerai, en même temps qu'une étude critique des différentes théories proposées jusqu'à ce jour pour expliquer le rôle des endophytes, quelques remarques auxquelles conduisent les résultats précédents.

§ 5. — Technique. — La recherche des endophytes dans les racines est assez pénible et difficile. Rarement l'aspect extérieur des racines permet de décider si elles sont infestées. Il faut avoir recours à des coupes minces transversales et longitudinales. Ce sont ces dernières qui sont les plus instructives. Pour faire l'étude de la distribution des endophytes dans les racines, les coupes faites à la main ou au microtome étaient mises de 12 à 24 heures dans une solution de bleu coton (Bl. CBBBB) à saturation dans l'acide lactique. Par lavage à l'eau et à l'alcool la plus grande partie du colorant est éliminée et il ne reste teinté en bleu que le champignon, les noyaux et les membranes lignifiées ou cutinisées des cellules. Les coupes sont alors passées dans des alcools de plus en plus concentrés et montées au baume. Elles conservent leurs colorations pendant deux ans sans grande altération. Pour augmenter la fixité des couleurs, après le lavage à l'eau, il est bon de faire séjourner les coupes quelques minutes dans une solution de tannin à 5 °/₀.

---

[1] Je laisse en dehors de ces recherches les mycorhizes à nodosités des Légumineuses, des Aunes et des Eléagnées dont l'endophyte est très spécial. De même, il ne sera pas question des mycorhizes des Ericacées qui me paraissent se rapprocher surtout des mycorhizes ectotrophes.

Pour l'étude cytologique des racines et du champignon, les échantillons examinés ont été fixés à l'alcool à 90°, à la liqueur de Flemming ou au picroformol (formol à 40°, 30 cmc. ; eau saturée d'acide picrique 20 cmc. ; acide acétique glacial 5 cmc.). Les coupes en série ont été colorées soit à l'hémalun de Mayer, soit à l'hématoxyline au fer (méthode de Heidenhain), soit à la diamant-fuschine ; ces colorants nucléaires étaient combinés avec l'éosine ou le vert-lumière. Enfin, dans certains cas, j'ai tiré grand parti des colorations obtenues avec le bleu polychrome de Unna après différenciation à la glycerin-œthermischung, suivant la méthode indiquée récemment par Guillermond (04).

Ce travail m'a été inspiré par l'enseignement de mon premier maître, M. J. Costantin, professeur de culture au Muséum d'histoire naturelle. Commencé au Laboratoire de Botanique du Muséum d'histoire naturelle, dirigé par M. Van Tieghem, il a été continué au Laboratoire de Botanique de l'Ecole normale supérieure dirigé par M. L. Matruchot et au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau dirigé par M. G. Bonnier. J'adresse mes plus vifs remerciements à tous mes maîtres pour les encouragements et les conseils qu'ils n'ont cessé de me prodiguer.

CHAPITRE I

ÉTUDE DE QUELQUES TYPES DE MYCORHIZES

§ 1. — Série de l'*Arum maculatum*.

Arum maculatum. — Le rhizome souterrain de l'*Arum maculatum* porte de nombreuses racines disposées en couronne autour du bourgeon végétatif qui le termine. Ces racines, jamais ramifiées, dépourvues presque entièrement de poils radicaux, atteignent parfois une longueur de 25 cm. et ont une épaisseur régulièrement décroissante depuis leur base (diamètre maximum de 3 mm.) jusqu'à leur extrémité. Elles sont parfaitement lisses sauf au voisinage du point d'attache où leur surface présente des plissements circulaires dont Rimbach (97) a étudié l'origine et la fonction. Sur les tubercules bien développés elles apparaissent de très bonne heure (dès septembre) au pourtour du bourgeon qui donnera la pousse aérienne du printemps suivant. Elles s'allongent très rapidement (1 cm. en 24 heures d'après Rimbach) et au début de l'hiver certaines atteignent une longueur de 15 cm. Stationnaire pendant la mauvaise saison, leur croissance reprend dès le premier printemps et se termine au moment de la floraison de la plante, c'est-à-dire en mai-juin. En juillet, la fécondation opérée, les feuilles se flétrissent et les racines meurent, tandis que les fruits mûrissent. Les racines, qui constituent la seule partie de la plante abritant des champignons, ne subsistent donc pas une année entière; l'infection doit se reproduire périodiquement et ne dure qu'une partie de l'année.

Au point de vue anatomique, les racines ont une structure simple (Pl. I, fig. 1 et 2). L'écorce[1] dans une racine de 2 mm.

---

[1] Je décrirai, ici et dans les exemples suivants, uniquement la structure de l'écorce de la racine, l'infection par les endophytes ne dépassant en aucun cas l'endoderme.

d'épaisseur est formée de 12 à 14 assises de cellules, non compris l'endoderme. Les 3 ou 4 assises extérieures sont formées de cellules étroites, allongées dans le sens longitudinal, à section polygonale, ne laissant entre elles aucun méat. Rarement une des cellules de l'assise superficielle s'allonge en poil radical. Les assises les plus externes sont formées de cellules bien vivantes, ayant protoplasme et noyau ; elles ne présentent pas de différenciation très accentuée dans leur membrane et protègent la racine surtout parce qu'elles sont fortement liées les unes aux autres. Les assises sous-jacentes sont formées jusqu'à l'endoderme de cellules plus larges, circulaires en section transversale et allongées dans le sens longitudinal ; elles laissent entre elles de larges méats triangulaires ou quadrangulaires ; leur largeur croît assez rapidement jusque vers la 6^{e} ou 7^{e} assise pour décroître ensuite jusqu'au voisinage de l'endoderme.

Les racines de l'*Arum maculatum*, fréquemment infestées, ne le sont pas d'une façon constante. Il m'est arrivé de rencontrer sur un même pied des racines à champignons à côté d'autres qui en étaient totalement dépourvues. De même, à côté de pieds ayant des mycorhizes, j'en ai trouvé d'autres où l'exploration minutieuse de nombreuses racines ne m'a pas montré traces d'endophytes.

L'*Arum maculatum* n'est donc pas une plante *constamment et nécessairement infestée.* Toutefois elle l'est fréquemment, surtout pour les pieds poussant dans les bois.

Dans une racine bien développée le mycélium peut se rencontrer depuis l'extrémité distale (le point végétatif excepté), jusqu'aux 2/3 de sa longueur environ ; au-delà, dans la région à surface plissée, je n'ai jamais vu d'endophyte. Par contre, on peut trouver des points infestés tout le long des petites racines qui n'ont pas atteint leur taille définitive.

Extérieurement, rien ne signale à l'œil ces régions particulières ; en ces endroits le diamètre de la racine et son aspect extérieur ne changent pas; il faut faire une coupe pour établir, d'une façon absolument certaine, la réalité de l'infection. Toutefois, avec un peu d'habitude, on arrive à distinguer les racines infestées avec assez de sûreté pour ne se tromper que rarement. Les racines où les champignons abondent sont plus opaques, plus rigides, plus dures au toucher ; fréquemment aux points infestés, par suite de la répartition inégale de l'endophyte, elles sont courbées, tordues, diversement contournées ; pendant la fixation à la liqueur de Flemming les places infestées noircissent plus vite et prennent une teinte plus foncée que les régions voisines ; enfin la turgescence est plus grande et les racines se rompent plus facilement aux endroits où les champignons sont plus nombreux.

Ces caractères donnés ici pour l'*Arum maculatum* sont généraux et s'appliquent à toutes les plantes qui présentent un type d'infection analogue. Assurément ils sont un peu vagues et n'ont rien d'absolu ; ils peuvent néanmoins rendre des services dans une inspection rapide des racines et en l'absence de caractères plus précis[1] permettre de faire un premier choix parmi les racines à étudier.

J'ajoute dès maintenant que ce sont les seules différences extérieures en rapport avec l'infection que j'aie pu mettre en évidence dans l'*Arum* ; toutes les autres particularités observées étaient de l'ordre des différences individuelles qu'on rencontre aussi bien entre plantes toutes infestées qu'entre plantes dépourvues de champignons.

De nombreuses sections transversales et longitudinales m'ont permis de me rendre exactement compte de la distribution de l'endophyte : le filament mycélien présente rarement une portion externe étendue en communication avec la partie interne ; parfois un court tronçon est appliqué sur la surface de la racine mais très rapidement il perce la paroi d'une cellule et pénètre à son intérieur (Pl. I, fig. 1).

Dans un seul cas j'ai pu voir un filament ramifié à l'extérieur de la racine et donnant 4 branches qui pénétraient en des points différents, naturellement très rapprochés. Il est probable que cette disposition est assez fréquente : d'ordinaire en effet les points d'infection sont groupés et l'observation précédente permet de penser que les mycéliums internes qui partent de chacun d'eux proviennent du développement d'un filament externe unique.

La paroi externe de la première assise de cellules de la racine, légèrement cutinisée, oppose quelque résistance à la pénétration du mycélium car à cet endroit il se renfle beaucoup en s'appliquant étroitement contre elle. Le diamètre du mycélium externe, qui est ordinairement voisin de 10 μ, peut alors atteindre 30 à 35 μ. Le filament qui a ainsi pénétré dans la première cellule, la traverse directement et arrive sur la paroi opposée qu'il perce aussi en s'étranglant. Là, il se ramifie plusieurs fois et chacune des branches traversant cette deuxième cellule, gagne plusieurs cellules de la troisième assise en s'étranglant encore au passage de la membrane. Les rameaux se sont ainsi multipliés et étalés en surface sans perdre leur diamètre primitif (10 μ).

---

[1] Janse (97) reconnaît de l'extérieur les régions infestées dans les racines de Caféier en traitant ces dernières par la potasse, mais ce réactif n'est applicable qu'au Caféier.

Dès la 3e assise ils pénètrent dans les méats et à partir de ce moment le mycélium, jusque-là, *intracellulaire* dans la région de la racine dépourvue de méats, devient *intercellulaire*. Les filaments (un ou plusieurs par méat) s'étendent beaucoup dans le sens longitudinal et peuvent acquérir une longueur relativement très grande (jusqu'à 2 mm.) tandis que leur diamètre moyen diminue (5 μ). On peut donc évaluer à 4 mm. la plus grande dimension d'une plage infestée due à la pénétration d'un seul filament ; quand, ce qui arrive parfois, les points de pénétration du mycélium sont à des distances inférieures à 4 mm. les plages infestées empiètent les unes sur les autres. J'ai trouvé des racines infestées ainsi d'une façon uniforme sur une longueur de plusieurs centimètres, mais ces cas sont assez rares et d'ordinaire les régions infestées sont isolées.

Le champignon, utilisant les méats dirigés radialement, ou parfois même traversant une cellule, gagne les méats longitudinaux plus internes et ainsi l'infection s'avance jusqu'au niveau de la 7e ou 8e assise de cellules ; rarement elle va au-delà.

Dans les méats le filament mycélien a un aspect très variable suivant les points où on l'examine. C'est un cylindre dont la largeur varie entre 9 et 5 μ, mais un cylindre tout à fait irrégulier, bossué, élargi, étranglé et aplati par endroits ; la forme du méat a eu évidemment une grande influence sur celle du mycélium qui l'habite. Rarement le filament est libre dans le méat. Il est presque toujours étroitement appliqué contre la membrane des cellules limitantes, le plus souvent dans l'une des encognures du méat (Pl. I, fig. 5). Il est probable qu'il tire de la membrane une partie de sa subsistance.

Ce qui semble le prouver c'est que très fréquemment il envoie latéralement des expansions aplaties qui s'insinuent entre deux cellules étroitement accolées. Les sections transversales et longitudinales faites en ces points montrent que le champignon digère les composés pectiques formant la lamelle moyenne des cellules et se substitue à eux. Ces *expansions lamellaires* sont formées de membranes d'une ténuité extrême et on ne peut les apercevoir qu'en les colorant. Elle prennent toujours alors une teinte fort pâle, et par endroits il est difficile d'indiquer leur limite ; au contraire les membranes d'épaisseur normale prennent une teinte beaucoup plus accentuée. En section transversale ces lamelles s'aperçoivent le plus souvent comme un trait très-fin, sans épaisseur appréciable surtout sur les bords. Il est très probable que dans la plupart d'entre elles le contenu plasmique n'existe plus et que leurs deux faces se soudent l'une à l'autre sur tout ou partie de leur surface. Vues de face elles ont après coloration une teinte uniforme sans granulations d'aucune sorte (Pl. I, fig. 3, 4 et 5).

Ces sortes d'expansions membraneuses sont parfois très abondantes, serrées les unes à côté des autres comme si en certains points la couche de composés pectiques unissant les cellules présentait une constitution plus favorable à leur développement. Leurs dimensions sont très variables : généralement elles ont 4 à 5 μ de large mais parfois elles atteignent 15 ou 20 μ. Quand elles rencontrent un nouveau méat elles donnent à nouveau une hyphe circulaire (Pl. I, fig. 3 et 4). Souvent aussi deux lames se forment à la même hauteur sur deux filaments logés dans deux méats voisins et s'étendent l'une vers l'autre en s'insinuant dans la lamelle moyenne des cellules interposées entre les méats en question. Elles finissent par se toucher et se fusionnent si intimement que le plus souvent la ligne de contact n'est plus visible.

De place en place le filament intercellulaire se termine par un renflement, de forme le plus souvent arrondie, mais parfois assez irrégulière ; ces irrégularités semblent dues à la forme du méat. Ces renflements sont identiques aux organes appelés *vésicules* par la plupart des auteurs qui se sont occupés d'endophytes. Leurs dimensions varient entre 70 et 80 μ en longueur, 50 et 60 μ en largeur. Ces vésicules sont le plus souvent terminales, mais il peut arriver que la vésicule, une fois formée, bourgeonne en un point et donne un filament qui continue son chemin dans le méat. Ce dernier cas est d'ailleurs assez rare dans l'*Arum maculatum*. Les vésicules, parfois isolées du reste du filament par une cloison, ont une membrane épaissie le plus souvent et sont remplies de granulations protoplasmiques abondantes. J'aurai plus tard à revenir sur leur signification ; je me contenterai de signaler ici le fait qu'elles sont très rares dans les racines jeunes, cueillies en automne, et qu'elles deviennent plus abondantes à la fin de l'évolution des racines, au moment où celles-ci vont se flétrir et disparaître.

Le filament dans le méat présente deux sortes de ramifications : de place en place, il se fait une branche latérale qui s'accole à la première et s'allonge parallèlement à elle ; si la largeur du méat le permet, les ramifications sont beaucoup plus nombreuses (Fig. 1). Elles ont le même aspect que la branche mère d'où elles sont issues et, comme elle, donnent parfois des expansions lamellaires qui s'insinuent entre les cellules bordant le méat.

Mais les rameaux les plus importants et les plus nombreux sont ceux qui pénètrent à l'intérieur des cellules. Une branche se détache du filament intercellulaire à angle droit, traverse immédiatement la paroi cellulaire en contact avec elle et arrivée *à l'intérieur* de la cellule, donne à son tour 3 ou 4 branches nouvelles (Pl. I, fig. 2). Ces ramifications intracellulaires ont une largeur moyenne de 5 μ. Certaines, sans se ramifier davantage, gagnent une seconde cellule, rarement une troisième, mais toutes, que ce soit dans la première cellule où le filament est redevenu interne, ou dans les suivantes, toutes ont le même sort : elles ne tardent pas à se résoudre par de fréquentes dichotomies régulières en filaments de plus en plus fins. Il se forme ainsi un ensemble extraordinairement touffu et enchevêtré de filaments dont l'aspect général est celui d'une masse floconneuse. Ce n'est que sur des coupes minces et avec de très-forts grossissements que l'on peut se rendre

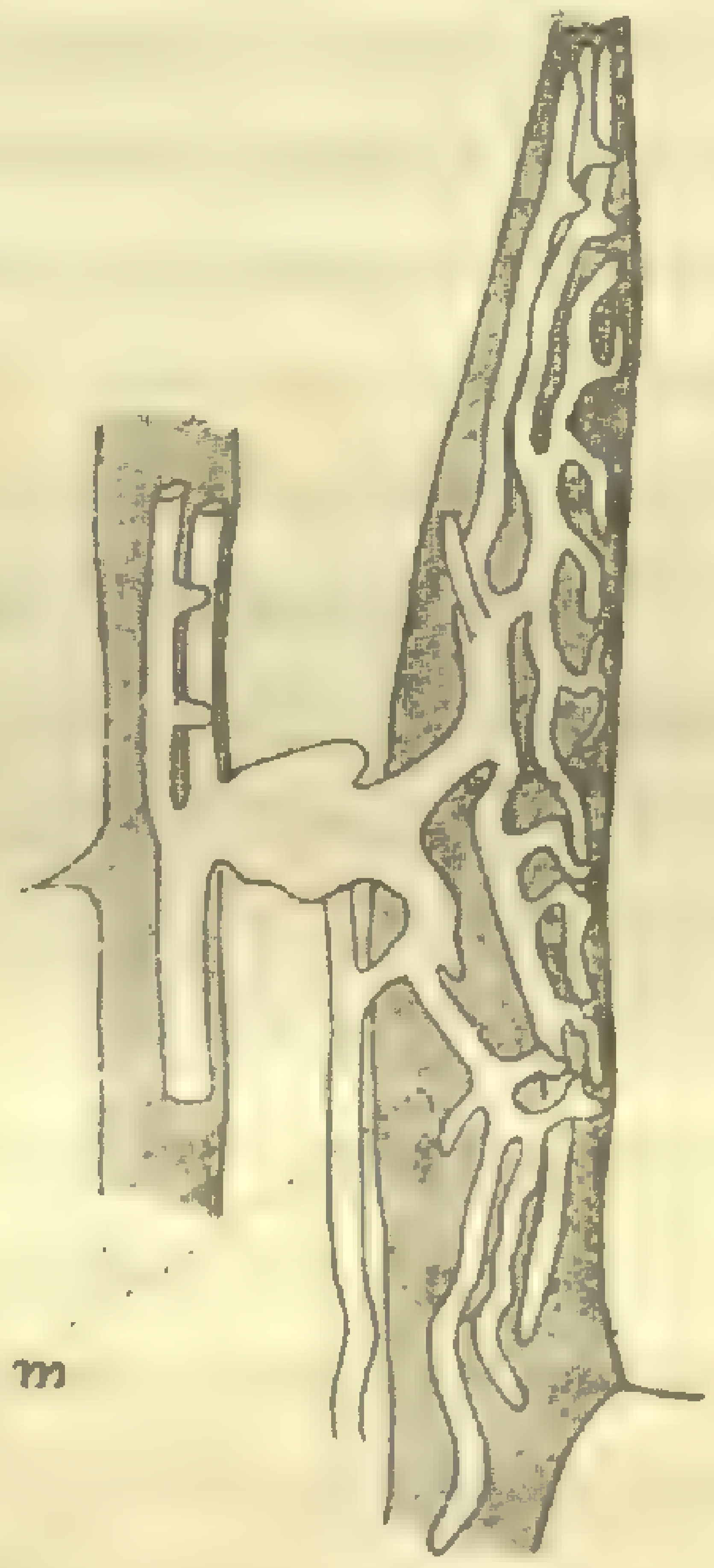


Fig. 1. — *Arum maculatum*, Filament mycélien ramifié dans un méat. — *m*, cavité du méat.

compte de leur structure et isoler les filaments extrêmes dont la largeur est inférieure à 1/2 μ. Ces ramifications si ténues pénètrent intimement le protoplasme cellulaire dont on voit les granulations dans les intervalles que les branches laissent entre elles. A cause de leur forme générale rappelant en petit celle d'un arbre très chevelu j'appellerai *arbuscules* ces formations singulières très importantes sur lesquelles j'aurai à revenir plus longuement.

A part les filaments terminés dans les méats par une vésicule ou ceux qui sont encore en voie de croissance et n'ont pas atteint tout leur développement, tous les autres viennent ainsi finir à l'intérieur d'une cellule par un arbuscule plus ou moins fourni. La formation d'un arbuscule marque *le terme de l'extension de chaque filament*, qui ne pourra plus s'accroître en longueur. Seule la formation de nouvelles branches latérales sur la portion de filament logé dans le méat permettra au champignon de continuer à croître et à étendre l'infection plus loin. En fait, on trouve des arbuscules dès la 4^e assise cellulaire à partir de la surface.

Nous pouvons maintenant résumer en quelques mots l'allure générale de l'endophyte de l'*Arum maculatum* : venu de l'extérieur il est d'abord *intracellulaire* et traverse en se ramifiant mais sans s'y enrouler 3 ou 4 assises de cellules dépourvues de méats : dès qu'il atteint la zone à méats il y donne des filaments *intercellulaires* allongés dans le sens longitudinal et pourvus d'expansions lamellaires. Certains de ces filaments se terminent par une vésicule intercellulaire, mais la plupart, ainsi que toutes leurs ramifications, viennent finir à l'intérieur d'une cellule de la plante en y donnant un ou plusieurs arbuscules.

ARUM ARISARUM. — La biologie de l'*Arum Arisarum* a beaucoup de points communs avec celle de l'*Arum maculatum*. De même l'endophyte qui habite ses racines ressemble beaucoup à celui que je viens de décrire. Aussi je me contenterai d'en faire une description sommaire en insistant seulement sur les propriétés qui lui sont particulières.

Les exemplaires d'*Arum Arisarum* que j'ai étudiés proviennent d'une région relativement chaude à climat analogue à celui des côtes marocaines. Ils ont été récoltés sur les rivages qui avoisinent Carthagène dans le sud de l'Espagne. Ils poussent sur des collines peu élevées au bord de la mer dans un sol découvert, rocailleux, très sec, où il n'y a pas trace d'humus. Le tubercule, à l'état de repos pendant la plus grande partie de l'année, donne ses premières racines vers le milieu de septembre. La végétation se continue sans temps d'arrêt pendant tout l'hiver. Les fleurs apparaissent en février-mars pour se flétrir en avril. C'est à ce moment que les racines disparaissent. Sur les côtes françaises de la Méditerranée qui sont beaucoup moins sèches une 2e végétation se produit à la fin de l'été ; la plante fleurit une 2e fois en octobre-novembre.

Les racines de l'*Arum Arisarum* atteignent au plus une largeur de 1 mm. et une longueur de 15 cm. ; elles ne sont jamais ramifiées mais toujours plus ou moins courbées et comme déformées et présentent sur presque toute leur longueur les caractères extérieurs déjà signalés permettant de reconnaître l'infection ; de fait les nombreuses racines que j'ai examinées renfermaient toutes des endophytes en abondance.

L'écorce de la racine composée de 12 à 13 rangées de cellules débute par une assise externe dont quelques cellules se prolongent en poils absorbants ; les membranes de ces cellules sont légèrement épaissies et cutinisées et intimement soudées à celles de l'assise suivante, également épaissies ; ces deux assises sans méats entre elles forment l'enveloppe protectrice de la racine. Il leur fait suite des cellules à parois très minces, à section d'abord polygonale, puis plus ou moins arrondie ; leur largeur croît jusqu'au milieu de l'écorce pour décroître de nouveau en se rapprochant de l'endoderme. Les méats entre ces cellules, d'abord très petits, augmentent aussi pour diminuer ensuite de la même façon

Toutes les racines que j'ai examinées poussant à l'état sauvage se sont montrées pourvues d'endophytes, en général très abondants, présents dans toutes les racines et sur toute la longueur de la racine. On pourrait donc en conclure que la plante est toujours nécessairement infestée. Il n'en est pas ainsi comme le prouvent les expériences rapportées au chapitre IV.

La distribution de l'endophyte dans la racine et ses particularités morphologiques sont à peu près les mêmes que pour l'*Arum maculatum* : d'une façon générale le champignon y est plus abondant et l'infection pénètre beaucoup plus avant ; on trouve des filaments jusque dans les méats qui avoisinent l'endoderme. Cette dernière assise est d'ailleurs, comme c'est le cas pour toutes les mycorhizes, toujours respectée.

Les filaments des méats donnent peu d'expansions membraneuses entre les cellules ; en revanche les vésicules sont beaucoup plus abondantes. Déjà fréquentes sur des coupes de racines récoltées en novembre elles sont beaucoup plus nombreuses dans celles examinées en avril peu avant leur disparition. Ces vésicules, le plus souvent terminales, sont toutes logées dans des méats qu'elles ont élargis au moment de leur formation. Elles sont en général ovales, mesurant de 40 à 50 µ de large sur 50 à 60 µ de long. Beaucoup sont vides et leurs parois sont affaissées.

Enfin, comme dans l'*Arum maculatum*, les filaments des méats envoient dans les cellules des rameaux qui se terminent par des arbuscules très touffus. Sur une coupe longitudinale on remarque que ces arbuscules sont logés dans des cellules courtes tandis que les cellules allongées n'en contiennent pas. Il est peu probable que le champignon fasse une sorte de choix entre cellules longues et courtes qui ne présentent d'ailleurs d'autre différence apparente que celle de leur longueur. Une hypothèse plus admissible est que le champignon, se développant dans les portions de la racine n'ayant pas encore atteint leur taille définitive, entrave le développement des cellules où il forme des arbuscules. Comme d'autre part le mycélium à partir du point de pénétration s'étale dans la racine pour y former des plages d'infection limitées et n'embrassant jamais tout le pourtour de la racine, le côté infesté subit une élongation moindre qui provoque une courbure. Cette particularité explique l'aspect contourné des racines qui n'est certainement pas dû uniquement aux irrégularités du sol, mais pour une bonne part, à la présence du champignon. En fait c'est sur le côté concave des courbures que les cellules courtes, renfermant des arbuscules, sont les plus nombreuses.

Un autre fait digne de remarque est la précocité de l'infection des racines de l'*Arum Arisarum* et la rapidité du développement du mycélium. Cela, joint à la généralité de l'infection. fait croire avec assez de vraisemblance que l'endophyte doit être fort abondant dans les stations naturelles de l'*Arum Arisarum*. Le fait est d'autant plus remarquable que ces stations sont totalement dépourvues d'humus, et que l'on considère généralement l'humus comme le milieu le plus favorable aux endophytes vivant librement dans le sol.

En résumé, l'endophyte de l'*Arum Arisarum* ressemble beaucoup à celui de l'*Arum maculatum* et les principales différences signalées (absence presque complète d'expansions lamellaires, abondance des vésicules) ne sont que des différences quantitatives.

Ruscus aculeatus. — Le *Ruscus aculeatus* vit de préférence dans les bois touffus et ombreux où s'accumule l'humus. Il abonde sous les hautes futaies de Fontainebleau où ont été recueillis la plupart des exemplaires examinés. La partie souterraine forme une griffe analogue à celle de l'Asperge, mais beaucoup plus dissociée. Sur le rhizome s'insèrent de grosses racines ayant 5 à 6 mm. de diamètre où s'accumulent les réserves de la plante. Elles ne sont jamais infestées. Elles portent quelques radicelles beaucoup plus étroites (1 mm.), parfois fort longues (40 cm.) qui sont plus ou moins rameuses et dont le mode de ramification est assez singulier: Fréquemment une radicelle cesse de s'accroître en longueur et produit très près de son extrémité une radicelle tout aussi grosse que celle qui lui a donné naissance. En certaines régions, ces ramifications sont assez rapprochées les unes des autres et l'on a ainsi une série de segments qui ont l'aspect d'une ramification en sympode et rappellent, quoique moins nombreux et plus allongés, les sortes de tubercules successsifs décrits par Janse (97) pour les *Podocarpus*, les *Celtis* et d'autres plantes.

Ces radicelles sont fréquemment infestées mais je n'ai jamais pu établir de relation immédiate entre la présence de l'endophyte et cette ramification singulière. J'ai trouvé des radicelles ramifiées ainsi sans champignons [1]. J'ajoute enfin qu'ici comme pour les plantes déjà étudiées ces radicelles présentent des courbures dont la concavité correspond aux points les plus abondamment pourvus d'endophytes.

Extérieurement les grosses racines aussi bien que les radicelles sont tantôt couvertes de poils radicaux longs et serrés, tantôt glabres; les poils tombent par plaques irrégulières, sans qu'on puisse attribuer cette chute à l'infection; les régions de la surface des radicelles correspondant aux parties munies d'endophytes sont tantôt nues, tantôt abondamment poilues ; d'ailleurs il en est de même pour les grosses racines qui ne sont jamais infestées.

---

[1] Je dois dire aussi, bien que Janse paraisse rattacher la formation des racines singulières du *Podocarpus* à l'infection, que j'ai eu l'occasion d'étudier des racines de *Podocarpus* provenant du Muséum qui étaient abondamment pourvues de tubercules mais totalement privées d'endophytes (voy. chapitre III).

Au point de vue anatomique je ne décrirai que les radicelles, qui sont seules infestées. Leur écorce est formée de 15 à 20 rangées de cellules. La première, l'assise pilifère, quand elle n'a pas été exfoliée, se montre formée de cellules courtes, prolongées toutes en poils radicaux relativement longs. La seconde assise, l'assise subéreuse, présente une structure fréquente chez les Liliacées et bon nombre de Dicotylédones (Fig. 2 et Pl. I, fig. 7 et 8). Elle est formée de cellules longues et courtes alternant assez régulièrement ; les cellules longues ont leur membrane fortifiée de cadres d'épaississement analogues à ceux de l'endoderme. On les met facilement en évidence en traitant les coupes longitudinales par la potasse. Ces cellules longues sont généralement vides, dépourvues de noyau et de protoplasme. Les cellules courtes, au contraire, ont toujours un protoplasme abondant et un noyau bien développé, de taille beaucoup plus grande que celle des noyaux des cellules corticales voisines. La membrane de ces cellules est plus mince que celle des autres cellules de l'écorce subéreuse ; toutefois, du côté externe, en-dessous de la membrane proprement dite, se trouve un bourrelet épais, étalé en forme de calotte sur la surface interne de la membrane ; ce bourrelet se colore fortement par la plupart des colorants (bleu coton, brun Bismark, fuchsine). Ces cellules spéciales sur lesquelles nous aurons à revenir ont reçu de Janse (97) le nom de *cellules de passage*.

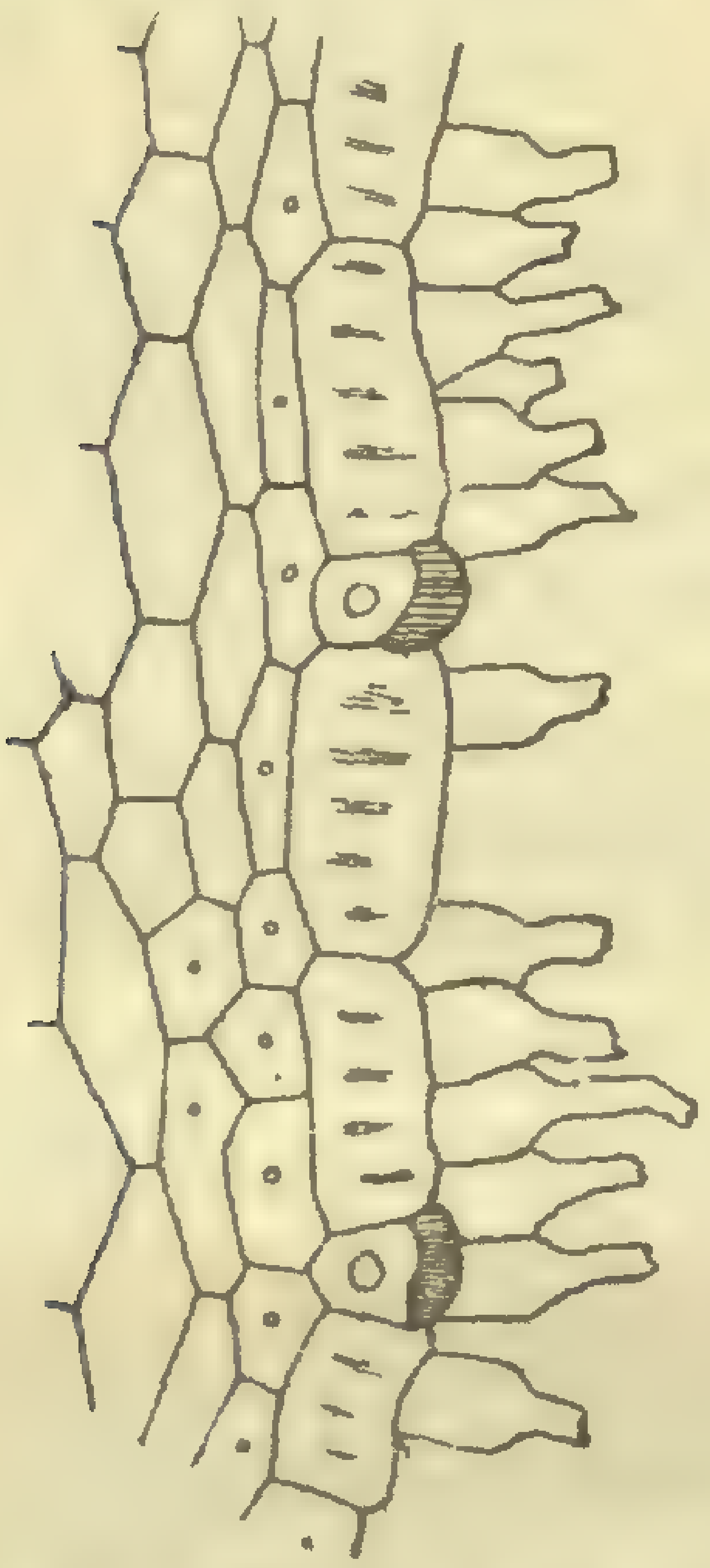


Fig. 2. — *Ruscus aculeatus*. Coupe longit. L'assise pilifère est en partie exfoliée; l'assise subéreuse présente des cellules longues à épaississements subérisés et des cellules de passage pourvues d'épaississements en calotte et d'un gros noyau.

A l'assise subéreuse font suite, jusqu'à l'endoderme, les cellules du parenchyme cortical, toutes à parois minces et allongées dans le sens longitudinal. Les 3 ou 4 premières assises sont formées de cellules petites, étroitement serrées, sans méats entre elles; les suivantes, à section transversale circulaire, sont de taille plus grande et laissent entre elles des méats triangulaires relativement étroits.

L'infection absente dans les grosses racines de *Ruscus*, n'est pas constante dans les petites racines. On rencontre des radicelles qui sont totalement dépourvues d'endophytes, et dans celles où ils existent, les plages infestées formées autour d'un point de pénétration restent le plus souvent isolées et ne confluent pas avec les voisines ; les points de pénétration sont en effet peu nombreux et assez éloignés les uns des autres en général. Le fait est d'autant plus remarquable que le champignon a tout le temps de pénétrer dans les radicelles. Celles-ci poussent en effet très lentement et vivent plusieurs années sans modifier leur structure. D'un autre côté on constate que l'infection n'est pas très précoce, car il n'y a jamais d'endophytes dans les racines très jeunes, même dans celles qui ont déjà atteint une longueur de 2 à 3 cm. On peut donc en conclure que le champignon ne prend jamais un grand développement dans l'humus et qu'il y est relativement rare.

Le filament qui pénétrera dans la plante rampe fréquemment à la surface de la racine entre les poils radicaux quand ils existent. Il est cutinisé et sa paroi prend fortement les colorants des membranes azotées. Il pénètre dans une cellule de l'assise pilifère à la base d'un poil et prend une direction longitudinale, traversant ainsi parfois un grand nombre de cellules de cette première assise, jusqu'à ce qu'il arrive en face d'une cellule de passage (Pl. I, fig. 9). Dans ce parcours quelquefois il se ramifie en deux filaments simples, souvent aussi il donne par cloisonnement et multiplication de ses filaments une sorte de pseudoparenchyme de teinte brune qui remplit la cellule. En tout cas, il en part toujours un filament qui vient s'allonger au dessus d'une cellule de passage. Le filament traverse aussitôt la membrane de cette cellule et la calotte épaissie sous-jacente, en s'étranglant fortement (Pl. I, fig. 7 et 9). Arrivé dans la cellule de passage il s'y enroule sur lui-même plusieurs fois et passe dans une cellule plus profonde où il s'enroule encore. Fréquemment, tout le long de son parcours dans la cellule de passage, le filament présente une sorte de gaine hyaline ne prenant pas les matières colorantes, qui se distingue ainsi du reste du protoplasme coloré dans lequel tout est plongé. Il semble que le filament ait repoussé devant lui, sans la rompre, la membrane ectoplasmique périphérique. Le manchon hyalin qui enveloppe le filament correspondrait simplement à l'espace annulaire vide séparant la membrane de l'hyphe du protoplasme cellulaire légèrement contracté par le fixateur. Nous retrouverons cette particularité dans un assez grand nombre de plantes (Voy. Pl. III, fig. 32).

Dans les cellules situées sous l'assise subéreuse, quelquefois même dans la cellule de passage, le filament se ramifie et les hyphes qui en résultent pénètrent dans des assises de plus en plus profondes, en même temps qu'elles s'étalent en largeur. Dans ces cellules, où le mycélium est interne, sa membrane fortement cutinisée est épaissie et sa largeur est assez grande (7 à 8 μ). Il diminue d'épaisseur et sa membrane s'amincit à mesure qu'il pénètre plus avant. Arrivé dans la zone à méats, il s'y engage et s'allonge beaucoup dans le sens longitudinal.

Dans les méats, les filaments, qui ont 6 à 7 μ de large, ressemblent beaucoup à ceux déjà décrits pour l'*Arum* : ils ont des expansions lamellaires pénétrant et digérant la couche moyenne des cellules ; certains se terminent par des vésicules, d'ailleurs très rares. Par ses ramifications allongées dans les méats radiaux le filament pénètre profondément dans l'intérieur de l'écorce et gagne parfois la 12^{e} assise de cellules comptées à partir de la surface.

Enfin chaque filament se termine dans l'intérieur des cellules bordant les méats mais ici les terminaisons sont de deux sortes ; on observe encore, bien qu'assez rarement, des arbuscules bien nets et bien développés, mais le plus souvent on remarque dans les cellules où les hyphes viennent se terminer des organes tout différents. Les filaments courts, de 4 à 5 μ de large, allant directement du filament intercellulaire dans une cellule, donnent quelques ramifications simples comme dans le cas des arbuscules et aboutissent à une masse plus ou moins globuleuse. Parfois cette masse a une apparence floconneuse, sans contours bien définis. (Pl. I, fig. 8 et 10). On n'y distingue plus les fines ramifications des arbuscules mais uniquement, dans les préparations colorées, des granulations foncées très petites sur le fond uniformément teinté en clair. D'autres fois ces masses sont plus arrêtées de contour, ont un aspect grumeleux et prennent fortement les colorants. Chaque filament ramifié se termine par une de ces masses et l'aspect général est celui d'une petite grappe dont les grains parfois bien distincts confluent souvent entre eux. Ces formations singulières répondent assez bien aux organes que Janse (97) a appelé des *sporangioles* et Petri (03) des *prosporoïdes*. Je leur conserverai dans la suite le nom de sporangioles, sans vouloir, non plus que Janse, y attacher l'idée qu'ils pourraient être des organes reproducteurs de l'endophyte. On sait que Janse en a trouvé dans le plus grand nombre des plantes à mycorhizes qu'il a étudiées à Java. Bien qu'absents dans les deux espèces d'*Arum* étudiées plus haut ils sont aussi très-fréquents dans les plantes de nos pays. J'aurai à y revenir longuement.

Si nous résumons maintenant ce que nous savons du *Ruscus aculeatus* nous voyons que l'endophyte qui l'habite présente le même mode de distribution générale que celui de l'*Arum* :

Le mycélium, *intracellulaire* dans les premières assises sans méats de la racine, devient *intercellulaire* dans les méats, pour se terminer dans l'intérieur des cellules plus profondes en donnant des *arbuscules* et des *sporangioles*. Les différences les plus importantes qu'il présente sont constituées par son mode de pénétration au travers des cellules de passage, sa faculté d'enroulement en spirale dans les premières cellules qu'il traverse, la rareté des vésicules et des arbuscules et enfin la formation de nombreux sporangioles.

En réalité ces dernières différences sont d'ordre secondaire et il y a lieu de rapprocher des *Arum* les *Ruscus* au point de vue de leurs endophytes. Comme je le montrerai plus loin en faisant l'étude détaillée des différents organes du champignon, les sporangioles dérivent des arbuscules ; d'autre part le mode de pénétration différent dans l'*Arum* et le *Ruscus* tient évidemment à la structure anatomique différente des deux plantes. Rien n'empêche donc de les considérer dès maintenant comme faisant partie d'une même série de plantes à mycorhizes caractérisées par un type d'endophyte, bien défini au point de vue morphologique et que j'appellerai pour simplifier le *type Arum*.

ÉTUDE RAPIDE DE QUELQUES PLANTES INFESTÉES SE RATTACHANT AU TYPE ARUM

J'ai décrit le type d'infection des *Arum* et du *Ruscus* avec détails car c'est celui qui est de beaucoup le plus fréquent parmi les plantes de nos pays. Je l'ai retrouvé dans un très grand nombre d'entre elles appartenant aux familles les plus diverses des Angiospermes et même des Cryptogames vasculaires.

A. — MONOCOTYLÉDONES. — Parmi les Monocotylédones de nos pays, qui nous ont fourni les deux exemples bien typiques déjà décrits, c'est surtout dans les Liliacées que le type *Arum* est fréquent. Toutefois il est à remarquer dès maintenant qu'on rencontre dans cette famille d'autres types bien différents tels que ceux du *Paris* et du *Colchicum* que j'étudierai plus loin.

Parmi les Liliacées j'ai examiné plus particulièrement certains Ails (*Allium sativum, A. Cepa, A. sphærocephalum, A. ursinum*). Ces plantes sont particulièrement favorables pour l'étude histologique du mycélium. Les filaments y sont toujours très-gros, assez bien isolés les uns des autres pour ne se superposer que rarement. D'autre part leur croissance très rapide permet d'observer l'endophyte avec son complet développement avant que la cutinisation de la membrane ne soit trop avancée. Une des grandes difficultés de l'étude cytologique des endophytes provient en effet de ce fait que les colorants du noyau se fixent fortement sur les membranes cutinisées et masquent ainsi le contenu des hyphes généralement coloré d'une façon moins intense.

L'Ail cultivé (*Allium sativum*) et l'Oignon (*A. Cepa*), sont fréquemment infestés et souvent de très bonne heure, ce qui semble indiquer que leurs endophytes sont abondants même dans les terres cultivées. Le mycélium dans les racines a la forme et le mode de distribution de celui du *Ruscus*. Dans les racines âgées, les vésicules abondent ainsi que les sporangioles ; en revanche, on ne trouve d'arbuscules nets que dans les racines d'infection récente.

L'*Allium sphærocephalum* est particulièrement intéressant. Un très grand nombre d'exemplaires, récoltés en Auvergne sur des roches de basalte dont les anfractuosités retenaient un peu de terre, se sont montrés tous très abondamment infestés. La structure de la racine est la suivante, fréquente chez les Liliacées (Pl. III, fig. 27 et 28) : assise pilifère mince, sans prolongements en poils absorbants ; assise subéreuse à cellules de passage nombreuses, puis 8 à 10 couches de cellules à parois très minces, à section transversale arrondie, allongées dans le sens longitudinal. Ces cellules laissent entre elles des méats de grande dimension, surtout dans la zone moyenne de l'écorce. Le filament accolé étroitement à la surface de la racine par sa membrane brune et fortement cutinisée, pénètre dans les cellules de l'assise pilifère et y forme souvent un pseudo-parenchyme très cloisonné de couleur brune (Pl. I, fig. 11) ; un rameau isolé, détaché du pseudo-parenchyme, s'engage dans une cellule de passage, y fait un ou deux tours de spire et pénètre bientôt dans les méats. De très bonne heure des branches latérales deviennent intracellulaires et se résolvent en arbuscules ou sporangioles. On en trouve parfois dès la 1re assise du parenchyme cortical au-dessous de l'assise subéreuse. Dans les méats, très grands relativement, le champignon s'accole étroitement aux parois des cellules-hôtes et envoie des expansions membraneuses dans la lamelle moyenne. On rencontre aussi, mais rarement, quelques vésicules terminales logées dans les méats.

Mais la particularité la plus intéressante est qu'on trouve ici côte à côte des cellules renfermant les unes des sporangioles, les autres des arbuscules. Bien plus, il n'est pas rare de rencontrer ensemble, dans la même cellule de la plante, les deux organes rattachés tous deux à un rameau du filament intercellulaire (Pl. IV, fig. 45, 46, 47). Dans certains arbuscules les sporangioles se sont formés au milieu même des touffes filamenteuses ramifiées. Dans les préparations colorées à la diamant-fuschine et au vert-lumière il est très facile de distinguer les deux organes ; les arbuscules en effet se colorent en vert tandis que les sporangioles fixent fortement la fuschine.

Cependant ce sont les sporangioles qui dominent ; ils ont ici des dimensions et des aspects très variés : ils sont souvent très petits (1 μ 1/2 de diamètre) et ont alors des contours très nets ; d'autres fois ils atteignent 40 ou 50 μ. Mais alors ils résultent de la fusion de plusieurs d'entre eux ; dans ce cas leurs contours sont beaucoup moins bien définis ; de plus, tandis que les sporangioles à contours bien limités se colorent en rouge foncé par l'hématoxyline ou la diamant-fuschine, les sporangioles nuageux prennent le vert comme le font les arbuscules.

L'*Allium ursinum* a deux sortes de racines : les unes, au nombre de 6 à 7, naissent au printemps sur le petit bulbe axial de la plante et sortent au travers de la gaine renflée, seul reste de la dernière feuille de l'année précédente. Les racines, assez grosses dans leur premier tiers (3 mm. d'épaisseur), vont ensuite s'effilant jusqu'à leur extrémité. Elles ne se ramifient pas, sauf cependant en automne dans leur région distale qui émet quelques fines radicelles de 1^{er} et de 2^e ordre. Ces grosses racines, qui vivent de un à deux ans, sont des organes de réserve, et en outre, comme l'a montré Rimbach (97), servent, grâce à une contraction de leurs tissus, à faire pénétrer le bulbe issu de germination à une profondeur convenable, puis à l'y maintenir lorsque sa croissance par segments annuels superposés tend à le rapprocher de la surface du sol. A côté de ces grosses racines sortent en automne de fines radicelles (1/2 mm. d'épaisseur) qui s'étalent en tous sens en se ramifiant alors que les précédentes se rapprochent généralement de la verticale. A aucun moment elles ne se renflent en organes de réserve et semblent plutôt spécialisées dans un rôle d'absorption.

Les deux sortes de racines, tout au moins quand elles ont atteint leur taille définitive, sont dépourvues de poils radicaux. Toutefois sur les premières racines qui se forment au moment de la germination de la graine les poils absorbants sont très abondants.

Il n'y aucune différence à faire au point de vue de l'infection entre les grosses racines de réserve ainsi que leurs fines ramifications et les racines à rôle purement nutritif. Les unes et les autres sont également infestées. L'anatomie générale et la distribution de l'endophyte dans les tissus est la même que dans *Allium sphærocephalum*. J'ai constaté également la présence des arbuscules et des sporangioles dans les cellules voisines d'une même coupe ou dans la même cellule, et aussi les différences de colorations signalees plus haut entre arbuscules et sporangioles d'une part, entre sporangioles nets et sporangioles floconneux d'autre part. Il est intéressant de retrouver ces particularités morphologiques et cytologiques dans deux types d'*Allium* aussi distincts par leur forme et leur biologie.

Ajoutons que l'*Allium ursinum* se montre constamment infesté. Les grosses racines, ainsi que les fines racines nutritives, hébergent des endophytes, sinon dans toute leur longueur, au moins dans une certaine partie : jamais il ne m'est arrivé de trouver une racine entière sans champignons. Ce fait s'explique par le mode de vie de la plante-hôte qui est vivace et pousse en colonies dans des sols compacts, de nature argileuse qui sont toujours les mêmes et ont pu s'infester largement des endophytes vivant à l'état libre. A en juger par le nombre de points d'infection, souvent très rapprochés sur une même racine, la forme libre de l'endophyte doit être très-abondante dans les stations d'*Allium ursinum*

En dehors des *Allium* j'ai étudié encore un très grand nombre d'autres Liliacées sur lesquelles je n'insisterai pas autrement car elles reproduisent le type d'infection et de distribution d'endophyte déjà décrit. Il n'est guère d'individus du sous-groupe des Lilioïdées qui ne m'ait montré des endophytes semblables aux précédents ; ils sont très fréquents dans *Endymion nutans*, *Scilla bifolia*, *Sc. automnalis*, *Ornithogallum umbellatum*. *O. pyrenaicum*, *Phalangium ramosum*, *Muscari comosum*, *M. racemosum*, *M. lingulatum*.

Dans les *Ornithogallum* et les *Phalangium* l'infection est particulièrement abondante. Dans *Endymion nutans* et *Muscari racemosum*, surtout dans les individus qui poussent dans les sols un peu marécageux, il n'est pas rare de rencontrer deux formes de champignons dans la même racine. L'un est nettement l'endophyte ordinaire des Liliacées ; l'autre appartient certainement à un champignon différent ; le mycélium de ce dernier pénètre peu profondément, occupe 3 ou 4 rangées de cellules et se ramifie abondamment à leur intérieur, mais d'une façon irrégulière qui ne rappelle en rien celle des arbuscules des vrais endophytes. Les hyphes très fines (3 μ d'épaisseur au maximum) présentent parfois, surtout dans les poils radicaux où elles se logent volontiers (ce qui n'arrive pas pour les autres endophytes), de légers renflements intercalaires atteignent 6 μ de largeur et disposés en files plus ou moins régulières. Je n'ai jamais vu d'organes reproducteurs. Cette forme paraît se développer de préférence dans les sols humides car je l'ai retrouvée également dans les *Hydrocotyle* et les *Sanicula* vivant au bord de l'eau et dont je parlerai plus loin.

Je citerai encore parmi les Liliacées à endophyte du type *Arum* :

le *Ruscus racemosus* et l'*Asparagus officinalis* très voisins du *Ruscus aculeatus* précédemment décrit, le *Maianthemum bifolium*, divers *Polygonatum*, le *Convallaria majalis*, des *Yucca*, des *Aloe* et des *Agave*.

La plupart des autres Monocotylédones infestées que j'ai étudiées se rapportent au type *Arum*, à l'exception des Orchidées et du *Tamus communis*, sur lesquels je reviendrai.

B. — Dicotylédones. — Parmi les endophytes des Dicotylédones c'est aussi le type *Arum* qui domine. Seulement il faut tenir compte ici de la différence de structure des racines. Tandis que la plupart des Monocotylédones infestées ont des racines simples, peu ou pas ramifiées et rarement très-fines, les Dicotylédones au contraire les ont très-chevelues, à ramifications ténues. De bonne heure la structure se complique de formations secondaires; les membranes se modifient, se durcissent et constituent pour le champignon un obstacle infranchissable. De plus, l'écorce, dont les tissus sont seuls habités par le champignon, s'exfolie très tôt : il est très rare de rencontrer des endophytes dans les racines principales, surtout dans celles qui ont déjà plus d'une année d'existence. En revanche ils abondent dans les radicelles de formation récente qui ont gardé la structure primaire dans l'écorce. C'est donc toujours de ces racines qu'il s'agira dans les exemples suivants. Parmi les Dicotylédones dont je vais parler la plupart ont déjà été signalées comme infestées par Schlicht (97) ou Stahl (00), mais bien peu ont été étudiées. Leurs endophytes présentent cependant tout en se rattachant au type *Arum* des caractères particuliers qu'il y a intérêt à connaître.

Les plantes de la famille des Labiées sont fréquemment infestées. Parmi elles j'ai étudié surtout *Stachys Betonica, Teucrium Scorodonia*, deux espèces abondantes dans les sous-bois et dans les sols pourvus d'humus, et le *Glechoma hederacea*, remarquable par son ubiquité.

Les fines radicelles du *Stachys Betonica*, seules infestées, ont une assise pilifère à cellules brunes, vides et affaissées, montrant encore les traces de quelques poils radicaux. L'assise subéreuse est nettement caractérisée par la présence de cellules longues et courtes alternant avec une régularité presque parfaite. Les cellules courtes, très-étroites relativement, ont un contenu protoplasmique abondant et présentent sous la face externe une calotte épaissie prenant fortement les colorants, en particulier le bleu coton. Au-delà le parenchyme cortical jusqu'à l'endoderme est formé de 8 à 10 assises de cellules à parois minces laissant entre elles de nombreux méats.

Les cellules de l'assise subéreuse présentent ici une particularité déjà signalée par Janse (97) pour le *Lecanorchis javanica* et par Penzig (01) pour l'*Epirrhizanthes cylindrica*, mais que je n'ai rencontrée jusqu'à présent que dans le *Stachys Betonica* pour les plantes de nos pays. On trouve à leur intérieur, partant le plus souvent de la face externe, quelquefois de la face interne des cellules, des épaississements en forme de boudins allongés laissant en leur centre une fine cavité (fig. 3). Ces boudins, isolés le plus souvent, parfois groupés en bouquets, sont rarement ramifiés. Quelquefois ils vont d'une paroi à l'autre comme des sortes de piliers destinés à soutenir la cellule. A leur base la substance qui les forme s'étale en lame à la surface de la cellule qu'elle épaissit. Ces formations fréquentes dans les cellules longues de l'assise subéreuse, sont beaucoup plus rares dans les cellules courtes.

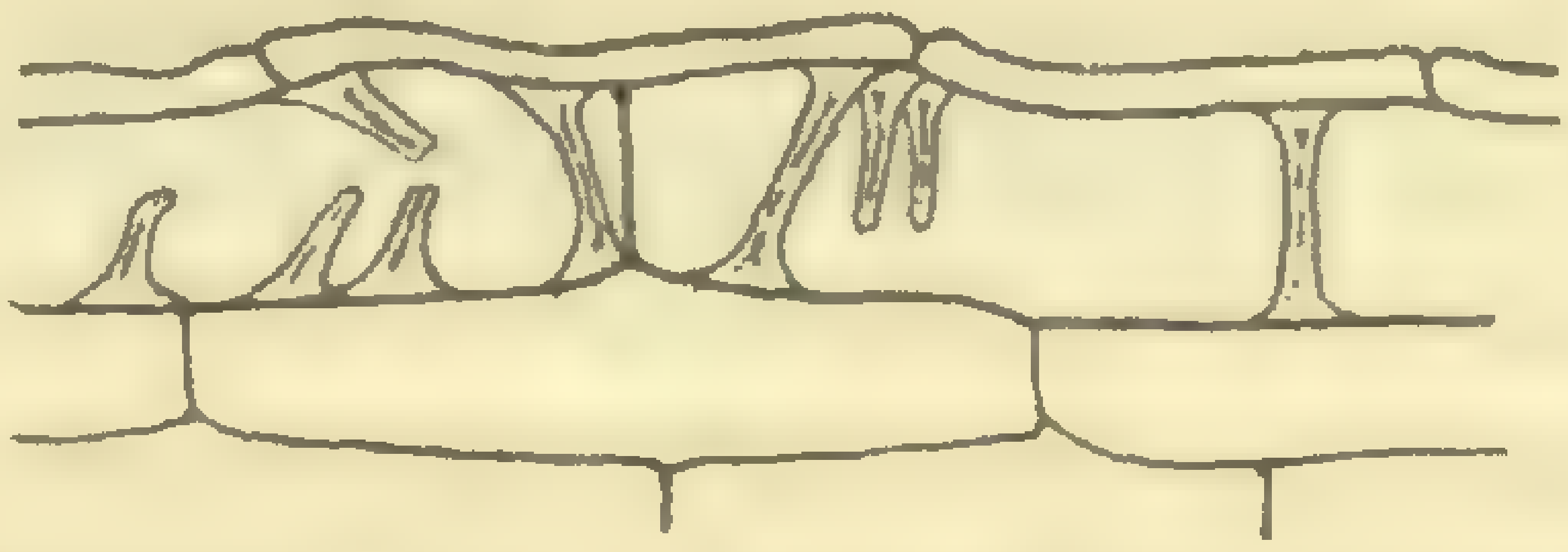


Fig. 3. — *Stachys Betonica*. Coupe longitudinale : assise pilifère mince, sans prolongements en poils absorbants; assise subéreuse avec piliers à différents stades.

Le mycélium rampant à la surface des racines est brun et fortement cutinisé. Il pénètre par une cellule de passage en s'enroulant et à travers une ou deux cellules de parenchyme gagne les méats. Son épaisseur est relativement faible (4 μ au maximum) et diminue rapidement. Les rameaux latéraux pénètrent dans les cellules de la plante de très bonne heure, parfois dans les cellules de la première assise de parenchyme ; ils sont très fins et donnent naissance à des sporangioles très petits en grapillons plus ou moins serrés; dans quelques cellules on reconnaît au milieu des sporangioles des arbuscules altérés.

En somme on retrouve ici les principaux caractères du type *Arum* avec cette particularité que le mycélium est beaucoup plus étroit.

Il en est de même pour le *Teucrium Scorodonia*.

Dans le *Glechoma hederacea* l'endophyte qui reproduit les caractères précédents a au contraire des dimensions ordinaires.

La finesse du mycélium s'accentue encore dans le *Vincetoxicum officinale*. Comme les précédents il possède une assise subéreuse à cellules longues et courtes, ces dernières à épaississements en calotte alternant régulièrement avec les premières. L'endophyte est généralement abondant à la surface des racines où il présente un mycélium brun, fréquemment cloisonné, anastomosé en réseau à mailles très grandes. Ses dimensions transversales sont déjà très-réduites (2 μ 1/2). Il pénètre en s'enroulant par les cellules de passage et atteint rapidement les méats. Son diamètre moyen y est de 1 μ 1/2, le maximum ne dépassant pas 2 μ 1/2. Il est parmi les plus fins que j'ai rencontrés ; malgré cela il se renfle parfois en grosses vésicules (40 × 80 μ) mais alors les parois en sont excessivement minces. Ces filaments portent de nombreux rameaux latéraux formant dans les cellules des sporangioles très fins.

Avec le *Pulmonaria officinalis* nous retrouvons un endophyte de dimensions comparables à celui du *Ruscus* dont il reproduit la plupart des particularités. On ne le rencontre que dans les radicelles les plus fines (1/3 ou 1/2 mm.) où il est très abondant et très allongé dans les méats. Il y forme des expansions lamellaires et des vésicules terminales. Dans l'intérieur des cellules il donne de nombreux sporangioles de grande taille.

Dans le *Bellis perennis* ce sont aussi les plus fines radicelles qui sont seules infestées. En section transversale on remarque une assise pilifère dont quelques cellules sont prolongées en poils, une assise subéreuse sans cellules de passage bien nettes ; ces deux assises sont étroitement unies. Par contre, les assises suivantes au nombre de 7 à 8 jusqu'à l'endoderme laissent entre elles de larges méats. Le filament mycélien s'allonge dans les méats où on peut compter parfois 5 ou 6 filaments côte à côte, portant quelques vésicules terminales. Leurs branches latérales redeviennent de suite intracellulaires et forment des arbuscules très touffus formés d'hyphes très ramifiées et très fines. Aussi, sauf quelques exceptions, l'endophyte pénètre très peu dans l'intérieur du parenchyme cortical. Remarquons que le *Bellis*, de même que les *Arum*, ne renferme pas de sporangioles nets, à contours bien définis, mais uniquement des arbuscules et des sporangioles floconneux.

Il en est de même de l'*Orobus tuberosus*. Cette espèce printanière, outre les tubercules radicaux si connus dans les Légumineuses, possède des mycorhizes d'une façon constante. Ici les fines racines, qui seules renferment l'endophyte, n'ont pas de cellules de passage différenciées dans l'assise subéreuse. Le mycélium assez gros pénètre au travers des 2 ou 3 assises de cellules les plus externes en s'étranglant au passage des membranes et gagne rapidement les méats, quelquefois aussitôt après avoir quitté la deuxième assise cellulaire. Il s'y allonge beaucoup, formant souvent des vésicules arrondies. Des ramifications latérales, issues des filaments des méats, pénètrent à l'intérieur des cellules limitrophes et s'y résolvent en arbuscules très touffus. Je n'ai pas vu de sporangioles nettement formés mais parfois j'ai rencontré des arbuscules assez compacts, à rameaux peu distincts et confluents comme dans les sporangioles floconneux.

Parmi les Rosacées j'ai étudié le *Fragaria vesca* qu'on cultive en grand dans les environs de Paris. Il s'agit donc ici, comme dans le cas de l'Ail et de l'Oignon, d'une plante de culture intensive venant dans des terrains sans humus mais fortement fumés. Les racines les plus fines, les seules infestées, le sont assez rarement. Sous l'assise pilifère dont quelques cellules sont prolongées en poils se trouve une assise subéreuse sans cellules de passage. Le parenchyme sous-jacent comprend un nombre variable d'assises de cellules de petite taille. L'endophyte pénètre en s'enroulant dans les cellules des premières assises, envoie ses rameaux dans un nombre de cellules de plus en plus grand à mesure qu'il avance, puis gagne les méats et enfin se résout à l'intérieur des cellules en sporangioles peu compacts.

Les Renonculacées forment au point de vue des mycorhizes un groupe qu'il importe d'étudier de près car il renferme comme les Lilacées des représentants appartenant à plusieurs types d'infection, ainsi que les termes de passage entre les deux. Ainsi les *Ranunculus* se rangent dans la série de l'*Arum* mais ont aussi des caractères nouveaux que nous retrouverons dans la série du *Paris quadrifolia*.

Schlicht (88) a déjà décrit l'endophyte du *Ranunculus acris*. D'après le dessin qu'il en donne on peut voir que cet endophyte se rapproche du type *Arum* avec filaments dans les méats et terminaisons dans les cellules. Les cellules infestées par les dernières ramifications du mycélium sont parmi les plus profondes de l'écorce et situées contre l'endoderme. Dans ces cellules Schlicht signale seulement des pelotons mycéliens enroulés ; toutefois, l'aspect de son dessin semble indiquer que ces cellules renferment des arbuscules. C'est d'ailleurs ce que j'ai constaté directement sur divers *Ranunculus* : *Ran. Flammula*, *Ran. Chœrophyllos Ran. auricomus.*

Le *Ranunculus Flammula* qui pousse dans les endroits marécageux, sur le bord des mares, parfois même dans l'eau lorsqu'elle est peu profonde, a des racines très fréquemment infestées. Les plus grosses racines, fixées sur une souche commune très courte, renferment de l'amidon, sont rarement infestées et d'une façon peu abondante. Elles portent de fines radicelles ayant 1/3 ou 1/2 mm. d'épaisseur qui au contraire sont presque toujours largement pourvues d'endophytes. Une coupe transversale de ces radicelles montre qu'elles ont une assise pilifère dont aucune des cellules épaissies et cutinisées extérieurement ne se prolonge en poil absorbant. Au-dessous l'assise subéreuse est formée de cellules à section transversale polygonale, fortement unies entre elles par des plissements analogues à ceux de l'endoderme et allongées dans le sens longitudinal. Quelques-unes cependant sont beaucoup plus courtes que leurs voisines et peuvent être considérées comme des cellules de passage bien qu'elles n'aient pas d'épaississement interne en forme de calotte. Les assises suivantes au nombre de 6 à 8 jusqu'à l'endoderme constituent le parenchyme cortical proprement dit. La première de ces assises est formée de cellules arrondies régulièrement et rattachées étroitement à l'assise subéreuse. Les suivantes constituent un tissu lacuneux à cellules peu adhérentes entre elles, laissant place pour de nombreux méats ou même des lacunes relativement larges comme on en rencontre fréquemment dans les plantes semi-aquatiques. La membrane de ces cellules reste toujours très mince. Enfin les deux assises qui précèdent l'endoderme sont continues et formées de cellules très adhérentes entre elles mais peu allongées dans le sens longitudinal.

A la surface des racines rampent des filaments à membrane épaisse et brune, à cloisons transversales fréquentes. Ils pénètrent à l'intérieur d'une cellule de l'assise pilifère en conservant leur teinte brune et y forment souvent un pseudo-parenchyme qui occupe une partie de la cellule. Un filament détaché de la masse s'allonge parfois dans 2 ou 3 cellules de la même assise, puis gagne une cellule de la couche subéreuse, généralement une des cellules de passage. Dans cette nouvelle cellule il s'enroule une ou deux fois et atteint la 3^e^ assise où il s'enroule également et se ramifie. Les filaments arrivent alors dans les régions du tissu lacuneux. Là ils deviennent extracellulaires, forment quelques expansions lamellaires et surtout portent de nombreuses vésicules de forme variée. Parfois ils traversent une cellule de cette région sans s'y arrêter et gagnent rapidement le voisinage de l'avant-dernière assise le long de laquelle ils s'allongent. Dans cette région les filaments sont en général dépourvus de cloisons transversales ; toutefois certains d'entre eux, ceux qui ont les parois les plus minces et qui sont vides, en possèdent mais elles manquent dans ceux qui ont un contenu protoplasmique abondant et de nombreux noyaux. En tout cas, les uns et les autres possèdent des ramifications latérales qui pénètrent à l'intérieur des deux dernières assises du parenchyme cortical. Dans certaines cellules, surtout dans celles de l'avant-dernière assise, ces branches latérales se ramifient à plusieurs reprises, s'enchevêtrent plus ou moins et donnent souvent des vésicules internes, puis pénètrent de là dans une cellule voisine sans se modifier autrement.

Dans d'autres cellules, surtout dans celles de la dernière assise, l'hyphe qui est devenue interne change d'aspect ; son diamètre augmente brusquement, en même temps que sa membrane devient très-fine ; son contenu protoplasmique, très peu abondant, est vacuolaire. Ces hyphes parcourent la cellule en se ramifiant abondamment, mais sans aucune règle ; elles s'élargissent en lames en certains endroits, en d'autres s'étranglent ; enfin, elles se soudent les unes aux autres sans que la membrane de séparation disparaisse, de sorte que parfois elles offrent l'aspect d'un pseudo-parenchyme cloisonné. Le tout est fortement enchevêtré au milieu du protoplasme de la cellule-hôte, et il est difficile de voir très nettement la structure de cet écheveau compliqué. Cependant, des coupes fines au travers de pelotons moins compacts que les autres m'ont permis de m'assurer que, finalement, les hyphes se résolvent en branches très fines analogues à celles des arbuscules.

En résumé, le *Ranunculus Flammula* appartient au type *Arum*, avec cette différence que les arbuscules n'ont pas la structure simple déjà vue et qu'ils sont localisés dans les deux assises qui précèdent l'endoderme. Dans aucune cellule je n'ai vu de formations analogues aux sporangioles, mais très souvent des arbuscules altérés.

Les caractères de l'endophyte du *Ranunculus Chærophyllos* sont en gros les mêmes que ceux du *Ranunculus Flammula* (Pl. II, fig. 15) : même mode de pénétration, même parcours d'abord intracellulaire, puis intercellulaire avec des vésicules, même localisation d'une part des cellules à pelotons lâches et à vésicules internes, et d'autre part des cellules à pelotons serrés avec anastomose des hyphes et résolution en arbuscules complexes.

Dans le *Ranunculus auricomus* les choses se passent de même, sauf que l'endophyte pénètre moins profondément dans l'écorce et donne des arbuscules avant d'avoir atteint les deux dernières assises corticales.

C. CRYPTOGAMES VASCULAIRES. — Cette étude de quelques espèces infestées prises parmi les familles les plus variées des Angiospermes montre combien le type d'endophyte de l'*Arum* est largement répandu. Je n'en ai pas trouvé d'exemples parmi les Gymnospermes mais parmi les Cryptogames on le rencontre souvent dans les Filicinées.

La plupart des auteurs qui ont étudié ces plantes au point de vue des mycorhizes, Janse (97), Grevillius (95), Russow (72), Kuhn (89), ont signalé la présence de filaments dans les méats et de sporangioles internes. Les dessins qu'ils donnent ne laissent aucun doute à cet égard et la distribution des endophytes ainsi que toutes leurs particularités morphologiques les rapprochent de ceux que j'ai décrits jusqu'à présent.

Je m'en suis assuré d'ailleurs en étudiant les mycorhizes d'*Angiopteris Durvilleana* provenant du Muséum d'histoire naturelle. Les racines relativement grosses (2 mm.) renferment un endophyte, toujours présent, parfois très-abondant (Pl. I, fig. 13). Il pénètre au travers des cellules des premières assises, mais de très bonne heure il se loge dans les méats qu'il suit souvent sur une très grande longueur. Par les méats de direction radiale il gagne les couches profondes et là prend un grand développement. Dans le même méat les filaments se pressent parfois en grand nombre (jusqu'à 8) de dimensions très-variables (de 2 à 8 μ). Quelquefois quand il est seul le filament s'élargit brusquement en forme de cylindre relativement très gros (25 μ de diamètre). Parfois aussi il donne une vésicule arrondie. Latéralement ces filaments intercellulaires envoient des ramifications qui pénètrent dans les cellules voisines et s'y résolvent de suite en arbuscules très touffus.

§ 2. — Série du Paris quadrifolia

Bien que les formes d'endophytes que j'ai rattachées au type *Arum* soient de beaucoup les plus répandues et habitent une série de plantes qui se rangent dans un très grand nombre de familles d'Angiospermes et de Cryptogames vasculaires, elles ne sont pas les seules et les exemples suivants vont nous en montrer de nouvelles, plus complexes sinon plus communes, mais tout aussi nettement caractérisées par leurs propriétés morphologiques et leur distribution dans les racines.

Paris quadrifolia. — Schlicht (88) a déjà décrit avec beaucoup de soin et d'exactitude l'endophyte du *Paris quadrifolia*. Si je reprends cette étude c'est pour compléter et préciser certains points laissés dans l'ombre par cet auteur et surtout parce que les mycorhizes du *Paris* me semblent représenter un type très bien défini de toute une nouvelle série d'endophytes différents de ceux que nous avons vus jusqu'à présent.

Les échantillons étudiés ont été récoltés à des moments différents de l'année dans les bois des environs de Paris et dans les Alpes du Dauphiné. Les racines du *Paris quadrifolia* ne se développent bien que dans les bois et les taillis où la terre est compacte et argileuse. Rarement elles s'allongent dans la couche d'humus superficielle. Ces exigences spéciales de la plante expliquent la rareté relative de ses stations.

Les racines, abondantes sur les nœuds du rhizome souterrain, plus rares dans les entre-nœuds, vivent plusieurs années et ne se détruisent qu'aux endroits les plus éloignés du point végétatif du rhizome. Longues parfois de 20 cm., larges de 0,5 à 0,7 mm., elles ne se ramifient que rarement et toujours en donnant des radicelles aussi grosses que la racine mère. Elles présentent aux points infestés les renflements irréguliers, les courbures, l'opacité et la turgescence spéciales que j'ai déjà signalés pour les racines d'*Arum* et de Liliacées

J'ai trouvé les racines de *Paris* constamment infestées, mais non pas uniformément. Les jeunes racines sont souvent dépourvues d'endophytes et sur une racine adulte on peut trouver certaines places sans champignons, ainsi que l'a signalé Schlicht ; mais les racines un peu âgées sont toujours infestées sur toute leur longueur jusqu'au voisinage immédiat du point végétatif.

Au point de vue anatomique, la structure est la même d'un bout à l'autre de la racine. L'écorce comprend de 6 à 8 assises de cellules, non compris l'endoderme (Pl. II, fig. 16 et 17). C'est d'abord l'assise pilifère formée de cellules cutinisées, très rarement prolongées en poils, le plus souvent affaissées et peu adhérentes entre elles Elles sont aussi faiblement rattachées à l'assise subéreuse sous-jacente et laissent place au-dessous d'elles pour des méats parfois très allongés. L'assise subéreuse est formée de cellules longues et courtes ; ces dernières, légèrement épaissies sur leur face externe, sont des cellules de passage. Au-dessous viennent deux assises de grosses cellules presque isodiamétriques, à membrane très-fine. Ces deux assises sont peu adhérentes l'une à l'autre ; il en résulte la formation de longs méats quadrangulaires et parfois de véritables lacunes dans l'intervalle. Au delà on rencontre 2 à 4 rangées de cellules à membrane cellulosique épaissie, fortement unies entre elles et à l'assise précédente, formant une gaine de collenchyme qui entoure l'endoderme à épaississements subérifiés.

L'infection est toujours limitée aux quatre premières assises. Le mycélium rampant à la surface est légèrement brun et cutinisé. Ou bien il pénètre directement à travers une cellule de la 1^re^ assise dans une cellule de passage située au-dessous, ou bien profitant des interstices entre 2 cellules pilifères il gagne les méats situés entre les 2 premières assises, s'y allonge parfois beaucoup jusqu'à ce qu'il rencontre une cellule de passage. Dans les deux cas il traverse cette dernière sans s'y enrouler et au travers des membranes se loge dans une des grosses cellules de la 3^e^ assise. Là, le mycélium forme un peloton serré d'hyphes restant toujours néanmoins distinctes et d'un diamètre variant de 6 à 8 μ. De la masse partent 2 ou 3 filaments, chacun d'eux allant former dans les cellules adjacentes de la même assise de nouveaux pelotons d'hyphes, d'où s'échappent d'autres filaments isolés qui étendent l'infection de proche en proche dans cette troisième assise. Dans la troisième assise on ne rencontre donc que des pelotons d'hyphes assez grosses. Souvent le peloton est très lâche et alors de place en place le filament se renfle en vésicules de forme variée, terminales ou intercalaires (Pl. III, fig. 32).

Les filaments et les vésicules dont la paroi propre est très-mince sont recouverts d'une gaine hyaline, d'épaisseur variable allant de 1 μ 1/2 à 6 μ, ne prenant pas les colorants. Cette gaine s'interrompt chaque fois que le filament traverse une membrane et s'étale à la surface même de la membrane traversée (Pl. III fig. 32). Il s'agit donc soit d'un produit spécial sécrété par la cellule-hôte à la surface du champignon et de sa propre membrane, soit d'une apparence résultant de la fixation, ainsi que cela a déjà été expliqué pour le *Ruscus aculeatus.*

La 4^e assise de cellules de la racine présente une localisation de l'endophyte tout aussi nette que la précédente. De cette dernière partent en effet des filaments qui traversent normalement la membrane de séparation et donnent aussitôt une masse indistincte d'aspect granuleux, prenant fortement les colorants. Généralement il est fort difficile de se rendre compte de la structure de ces corps singuliers à cause de l'intensité de la coloration et de l'enchevêtrement des organes qui les forment. J'ai pu toutefois m'assurer sur certains de ces corps plus dissociés qu'ils étaient formés d'un enchevêtrement de filaments qui se ramifient un très grand nombre de fois en diminuant rapidement d'épaisseur. Il s'agit encore ici d'organes analogues aux arbuscules et aux sporangioles mais de structure plus complexe et en voie d'altération. Le filament qui pénètre dans la cellule ne donne pas de suite un arbuscule ou un sporangiole comme c'est le cas des endophytes du type *Arum*. Il se ramifie plusieurs fois et enchevêtre ses branches comme s'il devait former un peloton sans que le diamètre des hyphes diminue sensiblement. C'est seulement sur ces branches secondaires que se forment les ramifications fines et pressées de l'arbuscule ou des sporangioles. Le tout, intriqué dans le protoplasma de la cellule, constitue une masse compacte et embrouillée de filaments gros et ténus où il est impossible de rapporter chaque arbuscule simple ou sporangiole à la branche qui lui a donné naissance. A cet organe complexe que nous rencontrerons fréquemment dans la suite je donnerai le nom d'*arbuscule composé*. Sa principale caractéristique est qu'il n'est pas terminal sur l'hyphe qui lui a donné naissance. Celle-ci peut donc continuer à croître et aller infester de nouvelles cellules.

Nous pouvons maintenant résumer les caractères principaux de l'endophyte du *Paris quadrifolia*, caractères que nous retrouverons dans toute une série de mycorhizes que j'appellerai la série de *type Paris*. Ces caractères sont : *l'absence de mycélium et de vésicules intercellulaires, la vie constamment intracellulaire de l'endophyte, la localisation très nette de ses différents organes dans des assises bien déterminées, la présence d'arbuscules composés et la croissance indéfinie des hyphes donnant ces arbuscules.*

Colchicum automnale. — Le *Paris quadrifolia* s'écarte beaucoup du type ordinaire des Liliacées infestées vues précédemment. Le *Colchicum automnale* est encore plus singulier. C'est la seule plante d'ailleurs où j'ai vu un endophyte prendre cette allure spéciale et présenter de semblables particularités. De son côté Janse (97) a rencontré seulement dans le *Disporum*, autre Liliacée, un endophyte semblable. Cette analogie n'est pas sans intérêt si on remarque que le *Colchicum* et le *Disporum* sont placés très loin l'un de l'autre dans la classification des Liliacées [1]. Elle montre bien que les affinités des plantes hôtes entre elles n'ont qu'une influence très faible sur les ressemblances des endophytes entre eux.

Les racines du *Colchicum*, formées en grand nombre à la base du bulbe souterrain, sont minces (1/2 mm.), rarement ramifiées, dépourvues de poils radicaux et de même épaisseur et structure dans toute leur longueur. Elles diffèrent donc par l'aspect extérieur de celles du *Disporum* qui sont charnues, fréquemment ramifiées, d'une épaisseur minima de 1 mm. 1/2.

En revanche la structure est la même (Pl. II, fig. 20 et 21) : l'assise pilifère est constituée par des cellules allongées dans le sens longitudinal, non prolongées en poils, cutinisées sur leur face externe : au-dessous, l'assise subéreuse fortement unie à la précédente comprend une rangée de cellules à parois très-minces, souvent complètement affaissées sur elles-mêmes, alternant avec les précédentes. En section transversale, ces cellules à l'état normal et non affaissées, sont hexagonales ; elles sont très allongées suivant l'axe de la racine. La 3e assise présente de même des cellules allongées longitudinalement, à section transversale plus ou moins hexagonale alternant aussi avec les précédentes auxquelles elles sont étroitement unies. Parfois, et uniquement dans les cas où il n'y a pas d'infection, elles ont aux angles les épaississements caractéristiques des cellules de collenchyme. La 4e et la 5e assises sont fort remarquables : elles sont formées de cellules très grandes à parois minces, hexagonales en section transversale et allongées dans le sens radial ; les cellules de ces 2 rangées alternent entre elles, celles de la rangée extérieure étant les plus grandes. Au-delà jusqu'à l'endoderme, on compte 3 à 4 assises de cellules, de nouveau allongées dans le sens de l'axe de la racine et arrondies en section transversale ; elles laissent entre elles des méats et parfois d'assez grandes lacunes comme il arrive dans le parenchyme des racines aquatiques.

---

[1] Certains auteurs font même des Colchiques et des plantes voisines une famille distincte des Liliacées, la famille des Colchicacées.

Seules les 4e et 5e couches de cellules allongées radialement sont infestées ; l'endophyte ne pénètre jamais au-delà. Le filament mycélien libre rampe à la surface des racines puis brusquement s'incurve et une hyphe de fort diamètre traverse directement les 3 premières assises en s'étranglant ; elle perfore ensuite une des grosses cellules de l'assise 4 et gagne une des cellules plus petites de la 5e assise. Là, le filament se ramifie et forme un peloton serré ; il en part des hyphes qui traversent normalement les parois et vont infester toutes les cellules de cette 5e assise de proche en proche, si bien que celle-ci se trouve souvent entièrement remplie de champignons. Dans chaque cellule se forme, intriqué dans les hyphes du peloton, ce que j'ai appelé un arbuscule composé.

Mais la particularité la plus intéressante de cette plante, qui en fait un cas à part et qui ne se retrouve que dans le *Disporum*, c'est que, de cette cinquième asssise, de nombreux filaments reviennent en arrière pour infester les grosses cellules de la quatrième. Généralement, deux hyphes issues de deux cellules différentes de l'assise 5 pénètrent dans une même cellule de l'assise 4. L'hyphe, de fort diamètre, qui a traversé la paroi, s'avance vers le centre de la grosse cellule. Celle-ci renferme un protoplasme pariétal avec bandelettes allant d'une paroi à l'autre. Le filament envahisseur repousse devant lui ce protoplasme sans rompre la gaine ectoplasmique, car il est constamment entouré de granulations protoplasmiques dans lesquelles est inclus le noyau de la cellule; de la sorte, ce dernier est toujours appliqué contre le filament. De très bonne heure, à l'extrémité de l'hyphe, la membrane paraît se dédoubler, formant ainsi une petite vésicule claire. Celle-ci grandit peu à peu, devient sphérique ou réniforme et atteint parfois de grandes dimensions (80 à 100 μ). Hyaline et bien gonflée au début, cette vésicule devient souvent opaque. Sa membrane paraît se dédoubler et former plusieurs sacs concentriques. Finalement, elle s'affaisse et se plisse comme un ballon dégonflé. On ne rencontre jamais autre chose dans les grandes cellules de l'assise 4 que ces vésicules à tous les stades de développement et les filaments qui leur ont donné naissance. On trouvera les principaux stades de cette évolution dans la Pl. II, fig. 20, 21, 22 et 23.

Une autre particularité de cet endophyte signalée par Janse dans le *Disporum*, c'est qu'au moment de traverser une membrane il produit de petites ramifications courtes et grosses en forme de doigts de gant disposés en verticilles et retroussés en arrière. Il s'en produit notamment aux points où le filament venu du dehors traverse la paroi qui sépare la 4^e de la 5^e assise et aussi quand un filament de l'assise 5 va pénétrer dans une cellule de l'assise 4 pour y former les vésicules de nature spéciale dont j'ai parlé plus haut (Pl. II, fig. 20, 21 et 23).

Au point de vue de la répartition générale de cet endophyte dans la plante j'ai toujours constaté sa présence dans quelques-unes des racines d'un même pied de Colchique. Mais il peut arriver qu'un assez grand nombre d'entre elles soient indemnes d'infection; d'ailleurs celles qui sont atteintes ne le sont pas dans toute leur longueur. Ce fait, et aussi la rareté des points d'infection, montrent que la forme libre de l'endophyte, quoique assez fréquente, ne prend pas un grand développement à la profondeur à laquelle poussent les racines du *Colchicum*. Il est d'ailleurs très facile ici de constater l'infection sans qu'il soit nécessaire de faire des coupes. Après un séjour un peu prolongé dans l'alcool à 70° les cellules de la 5^e assise bourrées de mycélium deviennent opaques et forment une gaine sombre qui s'aperçoit nettement au travers de la racine.

L'endophyte du *Colchicum automnale* malgré ses particularités doit cependant être rapproché de celui du *Paris* à cause de sa vie entièrement intracellulaire, de la présence des arbuscules composés et de la localisation des différents organes du champignon dans des assises cellulaires bien définies. Il n'est pas sans intérêt non plus de faire remarquer que les deux plantes qui ont des endophytes très voisins présentent la même particularité anatomique d'avoir sous le système protecteur extérieur, des assises de cellules infestées, à parois minces, isodiamétriques, et non orientées dans le sens de la longueur comme dans la plupart des racines.

Parnassia palustris. — On retrouve aussi dans le *Parnassia palustris* une structure analogue et un endophyte très voisin de celui de *Paris*. Les racines principales sont rarement infestées mais les fines ramifications de 1/2 mm. de diamètre le sont toujours et très abondamment.

La structure de l'écorce des fines racines est la suivante: 1° Assise pilifère à cellules allongées longitudinalement, cutinisées sur leur face externe, non prolongées en poils ; 2° assise subéreuse à cellules longues et courtes, ces dernières véritables cellules de passage, légèrement épaissies sur leurs deux faces tangentielles ; 3° assise de cellules allongées longitudinalement ; 4° et 5° deux assises de cellules courtes, de grande taille, à peu près isodiamétriques et à parois minces ; 6° endoderme dont les cellules sont allongées et étroites, fortement épaissies. Toutes ces cellules de l'écorce sont étroitement unies sans aucun méat entre elles (Pl. II, fig. 24).

Le filament, assez gros (6-7 μ) passe directement en s'étranglant au travers de l'assise pilifère et d'une cellule de passage jusque dans la 3e assise. Là il se ramifie et s'étend beaucoup dans le sens longitudinal ; souvent 5 ou 6 filaments ayant conservé leur épaisseur courent parallèlement à l'intérieur des cellules allongées de cette assise. Très fréquemment, ils forment des vésicules arrondies situées tantôt à l'extrémité des filaments, tantôt intercalées dans leur longueur (Pl. I, fig. 12). Ces vésicules, comme celles du *Paris*, auxquelles elles ressemblent beaucoup, résultent de simples renflements du mycélium. Il m'est arrivé de rencontrer des vésicules logées à la fois dans deux cellules contiguës et étranglées simplement en leur milieu au passage de la membrane (fig. 4). Il est bien évident que dans ce cas, le filament, après avoir traversé la membrane, s'est gonflé ensuite en vésicule à cet endroit. Ces vésicules sont parfois très grosses (50 × 70 μ), et alors elles distendent la cellule qui les contient en comprimant toutes les cellules corticales voisines ; certaines s'étendent ainsi de l'assise subéreuse à l'endoderme. La plupart sont entourées d'une gaine hyaline très épaisse (4 à 5 μ), ressemblant beaucoup à celle des vésicules du *Paris*.

Dès la 3^e assise, des ramifications latérales gagnent les cellules courtes des 4^e et 5^e assises. Là, elles donnent soit simplement des pelotons de gros filaments, soit des arbuscules composés. Quelques cellules, où les masses enchevêtrées sont moins denses, montrent nettement des arbuscules isolés et des sporangioles détachés et justifient ainsi l'assimilation que j'ai faite à propos du *Paris* des arbuscules composés et des arbuscules simples.

Donc, encore ici, on peut reconnaître les caractères de l'endophyte du *Paris* : mycélium uniquement intracellulaire, localisation étroite des filaments allongés et des vésicules d'une part, des arbuscules composés d'autre part.

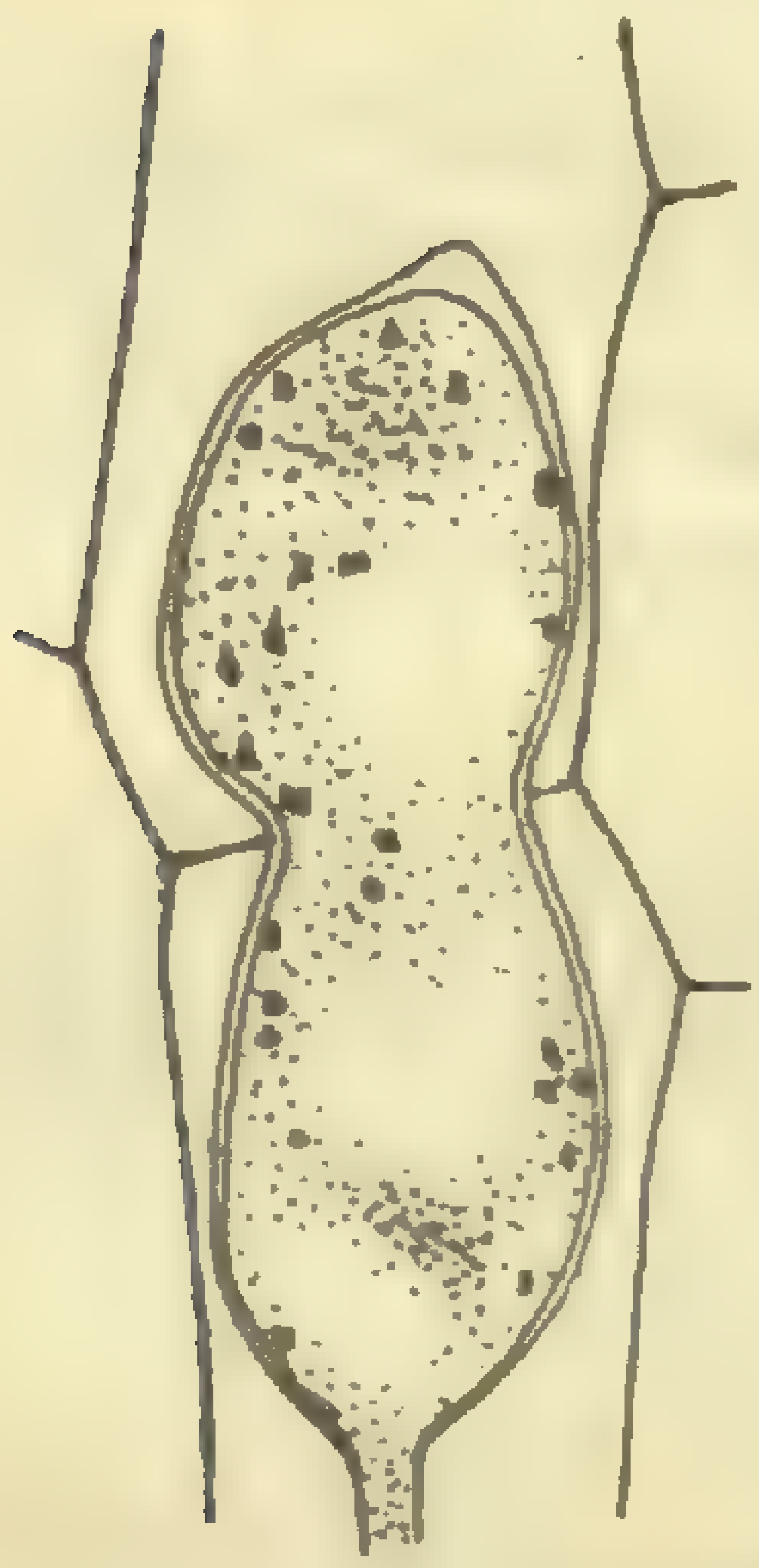
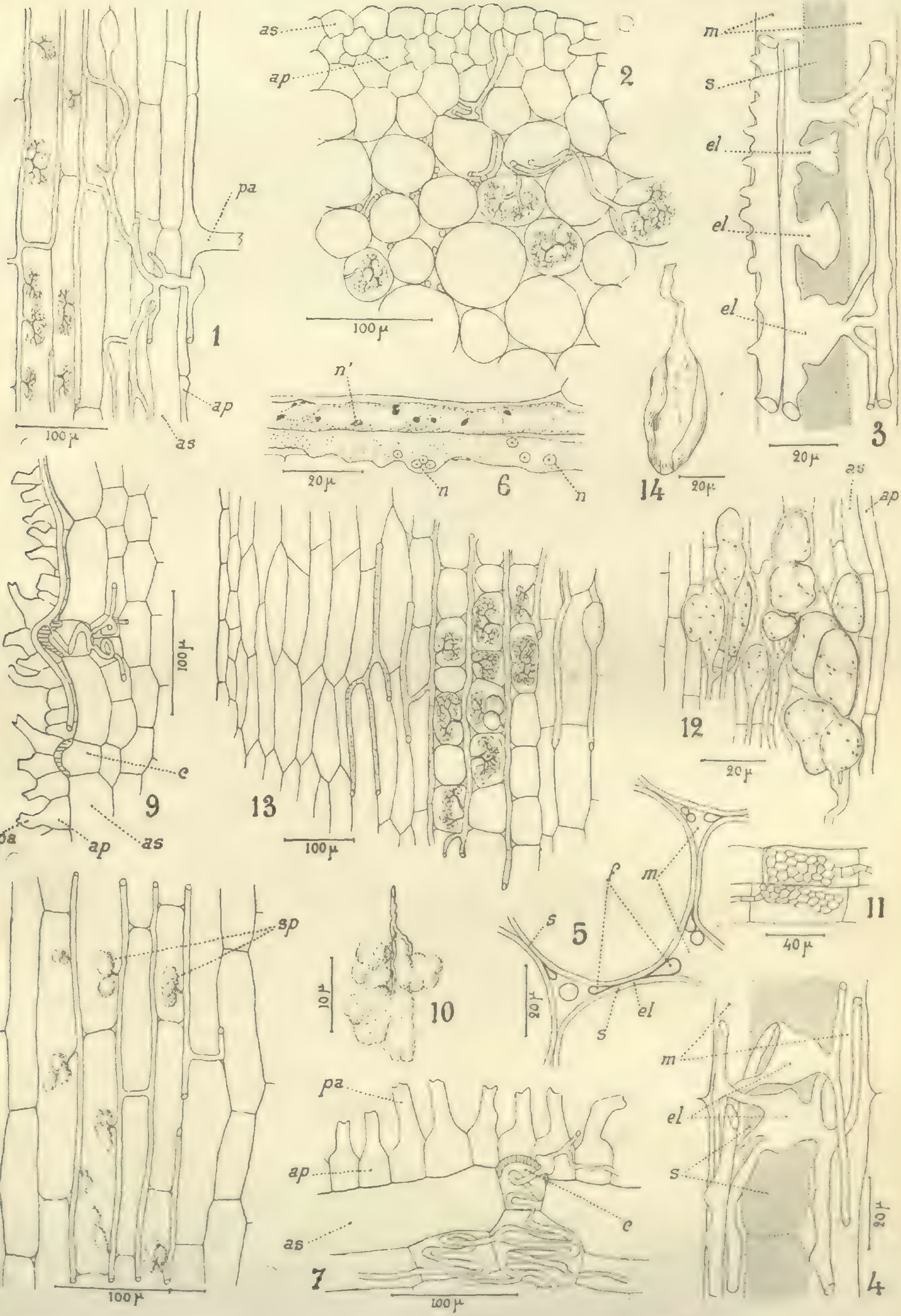


Fig. 4. *Parnassia palustris*. Vésicule terminale occupant deux cellules et étranglée au passage de la membrane.

(A suivre).

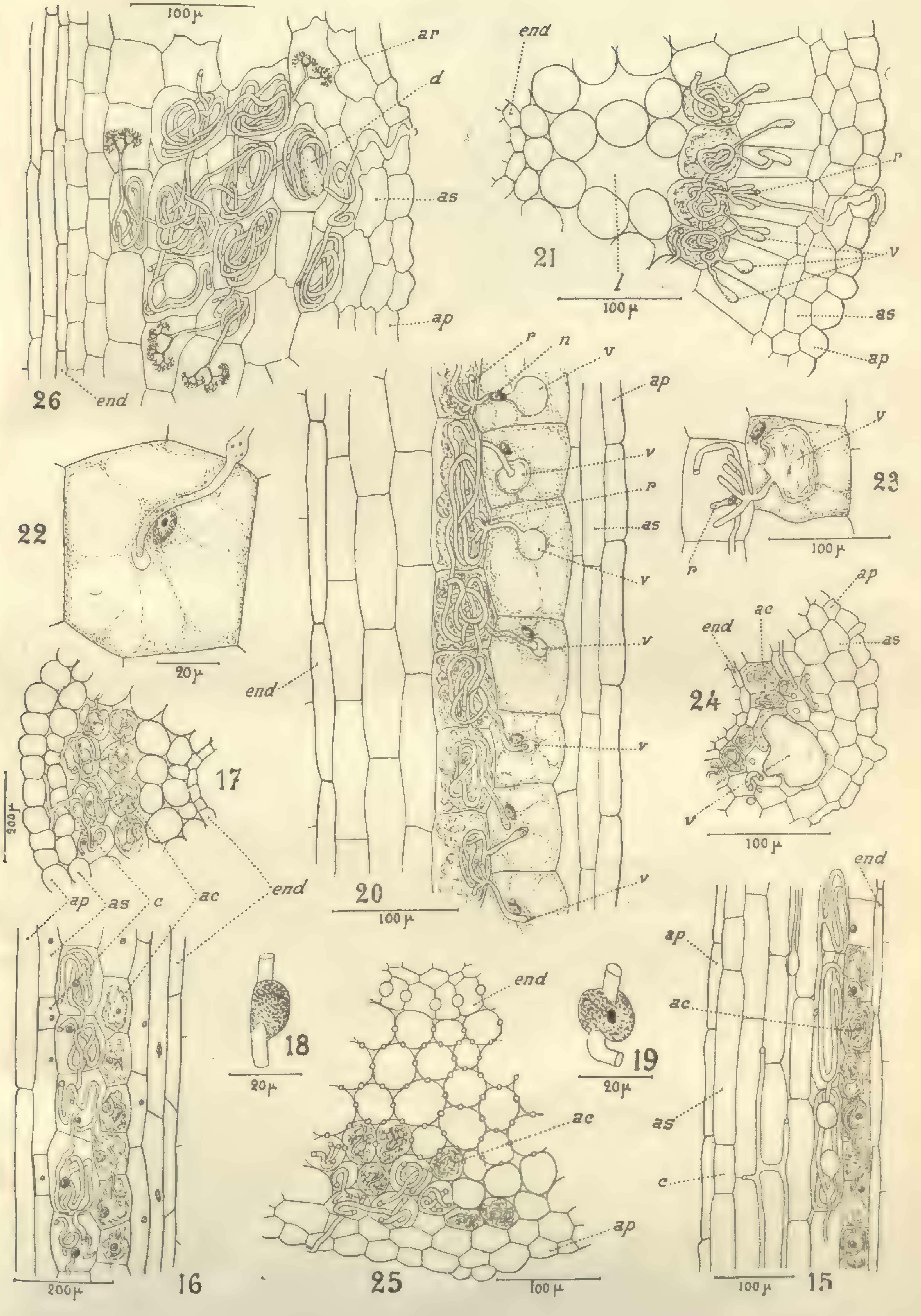
450 — Lille, imp. Le Bigot Frères. Le Gérant, Th. Clerquin.

Revue générale de Botanique. *Tome 17, Planche 1.*


as
ap
2
100 μ
m
s
el
el
el
3
20 μ
pa
1
ap
as
100 μ
n'
6
20 μ
n
n
14
20 μ
as
ap
12
20 μ
9
100 μ
c
pa
ap
as
13
100 μ
m
f
5
s
20 μ
s
el
11
40 μ
sp
8
100 μ
10
10 μ
pa
ap
c
as
7
100 μ
m
el
s
20 μ
4

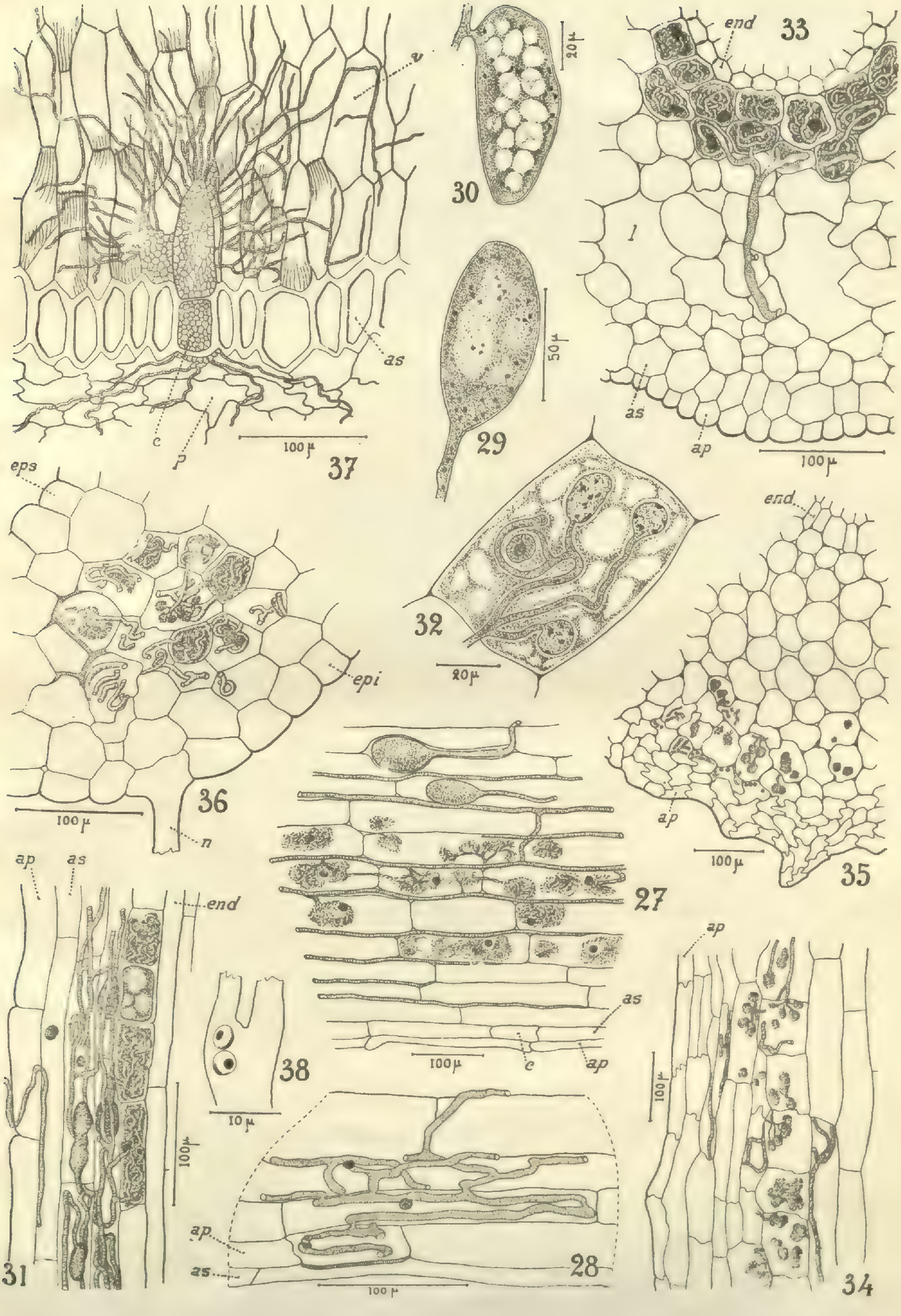
Is. Gallaud del. *Imp. Le Bigot.* *Bertin sc.*

Mycorhizes endotrophes.


100 μ
ar
d
as
ap
26
end
end
21
l
100 μ
r
v
as
ap
r
n
v
ap
v
r
as
v
v
v
v
20
100 μ
end
22
20 μ
v
23
r
r
100 μ
ap
ac
end
as
24
v
100 μ
17
200 μ
ap
as
c
ac
end
16
200 μ
18
20 μ
end
ac
ap
25
100 μ
19
20 μ
end
ap
ac
as
c
15
100 μ

Is. Gallaud del. *Imp. Le Bigot.* *Bertin sc.*

Mycorhizes endotrophes.


v
as
c
p
100 μ
37
20 μ
30
50 μ
29
end
33
l
as
ap
100 μ
eps
epi
100 μ
36
n
32
20 μ
end
ap
100 μ
35
27
as
100 μ
c
ap
ap
as
end
100 μ
31
38
10 μ
ap
as
100 μ
28
ap
100 μ
34

Is. Gallaud del. *Imp Le Bigot.* **J. Poinsot sc.**

Mycorhizes endotrophes.

There is no plate 4.
Plate 2
was printed twice,
and not included
in the scan.

botanicus

RÉCENTES PUBLICATIONS BOTANIQUES

DIXON : *A Transpiration Model.* Dublin, 1903.

— *The Cohesion Theory of the Ascent of Sap.* Dublin, 1903.

TIMIRIAZEFF : *The Cosmical Function of the Green Plant* (Proceedings of the Royal Society, 1903).

PERSILD : *Zur Entwicklungsgeschichte der Gattuug Riella* (Flora od. Allg. bot. Zeit., 1903).

SARAUW : *Sur les Mycorrhizes des arbres forestiers et sur le sens de la symbiose des racines.* Toulouse, 1903.

WILLE : *Algologische Notizen,* IX-XIV. Christiana, 1903.

WILLE et HOLMBOE : *Dryas octopetala bei Langesund.* Christiania, 1903.

E. GODLEWSKI : *Zur Kenntnis der eiweissbildung in den Pflanzen.* Cracovie, 1903.

— *Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der intramolekaleren Atmung der Pflanzen.* Cracovie, 1904.

VUILLEMIN : *Recherches morphologiques et morphogéniques sur la membrane des Zygospores.* Nancy, 1904.

— *Evolution, anatomie et biologie du Gentiana ciliata.* Nancy, 1904.

LIGNIER : *Equisétales et Sphénophyllales. Leur origine filicinéenne commune.* Caen. 1903.

SARGANT : *The Evolution of Monocotyledons.* Chicago, 1904.

HANNING : *Ueber die Cultur von Cruciferen-Embryonen ausserhalle des Embryosacks.* Leipzig, 1904.

VIALA et PACOTTET : *Sur la culture du Black Rot. Influence des acides et du sucre.* Paris, 1904.

— *Sur le développement du Black Rot. Réceptivité des fruits ; influence de la température, de l'humidité et des milieux toxiques.* Paris, 1904.

— *Sur la culture et le développement de l'anthracnose.* Paris, 1904.

— *Les verrues de la Vigne.* Paris, 1904.

R. KIDSTON : *On the Fructification of Neuropteris heterophylla.* London. 1904.

LABERGERIE : *Le Solanum Commersonii et ses variations.* Paris, 1904.

CHARABOT et HÉBERT : *Recherches sur l'évolution des composés terpéniques dans les végétaux.* Paris, 1904.

E. STRASBURGER : *Uber Reduktionsteilung.* Berlin, 1904.

B.-M. DAVIS : *The Origin of the Archegonium.* (Ann. of Botany, 1903).

F. DARWIN : *On a self-recording method applied to the movements of stomata.* Chicago, 1904.

HABERLANDT : *Die Perzeption des Lichtreizes durch das Laubblatt.* Berlin, 1904.

KÜHLHORN : *Beiträge zur Kenntnis des Etiolements.* Dessau, 1904.

H. MOLISCH : *Bakterienlicht und photographische Platte.* Wien, 1903.

WORSDELL : *The Structure and Morphology of the Ovule. An Historical Sketch* (Ann. of Botany, 1904).

H. FEDERLEY : *Die Copulation der Conidien bei Ustilago Tragopogi pratensis.* Helsingfors, 1903.

Librairie Générale de l'Enseignement, 1, rue Dante, Paris.

COURS
DE
BOTANIQUE

ANATOMIE ; PHYSIOLOGIE ; CLASSIFICATION ;
APPLICATIONS AGRICOLES, INDUSTRIELLES, MÉDICALES ;
MORPHOLOGIE EXPÉRIMENTALE ;
GÉOGRAPHIE BOTANIQUE ; PALÉONTOLOGIE ; HISTORIQUE

par MM.

GASTON BONNIER
MEMBRE DE L'INSTITUT (Académie des Sciences)
PROFESSEUR DE BOTANIQUE
A LA SORBONNE

LECLERC DU SABLON
PROFESSEUR DE BOTANIQUE
A L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE
DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES

A L'USAGE
des Élèves des Universités, des Écoles de Médecine et de Pharmacie, et des Écoles d'Agriculture

Deux volumes comprenant environ 3,500 pages in-8°
et renfermant plus de 4,000 figures, la plupart dessinées d'après nature.

L'OUVRAGE PARAITRA EN SIX FASCICULES

Les trois premiers fascicules (1.152 pages et 2.085 figures), sont publiés.
Prix de chaque fascicule vendu isolément : **6 francs** ;
de chaque demi-fascicule : **3 francs**.
L'ouvrage, une fois achevé, ne sera plus vendu par fascicules.

VIENT DE PARAITRE :

Fascicule III (2me partie) Prix : 3 fr.

Ce demi-fascicule comprend la fin des familles de la *Série 7* : Ombellifères, Araliacées, etc. : les familles de la *Série 8* : Phytolacées, Portulacées, Nyctaginées. Amarantacées, Chénopodées, Paronychiées, Cannabinées, Celtidées, etc. ; de la *Série 9* . Polygonées, Pipéracées, Urticées, Morées, Protéacées, Ulmacées, Platanées, Casuarinées, Myricées, Salicinées, etc. ; de la *Série 10* : Cupulifères, Juglandées, Aristolochiées, Loranthacées, Olacacées, Santalacées, Balanophorées, etc. ; de la *Série 11* : Sapotées, Ebénacées, Styracées, Ericinées, Pirolacées, Plombaginées, Myrsinées, Primulacées, Globulariées, etc. ; de la *Série 12* : Asclépiadées, Gentianées, Borraginées, Verbascées, Solanées, Convolvulacées, Plantaginées, etc. ; de la *Série 13* : Oléacées, Scrofularinées, Bignoniacées, Verbénacées, Labiées, Acanthacées, Orobanchées, Utriculariées ; du commencement de la *Série 14* : Rubiacées, Caprifoliacées, Dipsacées, Campanulacées, Cucurbitacées, Valérianées, Composées, etc.

Prix actuel de souscription à l'ouvrage complet : 28 francs.

(Le prix de l'ouvrage terminé sera supérieur au prix de souscription.)

On souscrit chez tous les Libraires et à la Librairie Générale de l'Enseignement, 1, rue Dante, Paris.

Lille. — Imp. LE BIGOT frères.

REVUE GÉNÉRALE
DE
BOTANIQUE

DIRIGÉE PAR

M. Gaston **BONNIER**

MEMBRE DE L'INSTITUT,
PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA SORBONNE

TOME DIX-SEPTIÈME

Livraison du 15 Février 1905

N° 194

Entered at the New-York Post Office
as Second Class matter.

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
1, RUE DANTE, 1
1905

LIVRAISON DU 15 FÉVRIER 1905

Pages

I. — DE L'INFLUENCE DES ENDOPHYTES SUR LA TUBÉRISATION DES *SOLANUM*, par **M. Henri Jumelle** 49

II. — QUELQUES CAS DE POLYEMBRYONIE CHEZ PLUSIEURS ESPÈCES DE PALMIERS (avec figures dans le texte), par **M. C.-L. Gatin** 60

III. — ÉTUDES SUR LES MYCORHIZES ENDOTROPHES (avec planches et figures dans le texte), par **M. I. Gallaud** *(suite)* 66

IV. — REVUE DES TRAVAUX DE TÉRATOLOGIE VÉGÉTALE, parus de 1895 à 1899 (avec figures dans le texte), par **M. C. Houard** 86

Cette livraison renferme en outre quatorze figures dans le texte.

Pour le mode de publication et les conditions d'abonnement voir à la troisième page de la couverture.

DE L'INFLUENCE DES ENDOPHYTES
SUR LA TUBÉRISATION DES SOLANUM

par M. Henri JUMELLE

Les recherches récentes de M. Noël Bernard (1) tendent à nous faire envisager sous un jour tout nouveau et inattendu le mode de formation de certains tubercules.

La tubérisation, chez le *Solanum tuberosum*, par exemple, serait la conséquence d'une infection des racines par un champignon endophyte.

Quel est, du reste, ce Champignon ? On ne saurait le dire actuellement.

M. N. Bernard pensait, tout d'abord, que c'était un *Fusarium*, le *F. Solani*. Plus récemment, il a reconnu, ainsi que M. Gallaud, que le véritable endophyte doit être une espèce tout autre, encore indéterminée.

En tous cas, ce serait un mycélium qui, par sa présence dans les racines, provoquerait une modification de nutrition qui aboutirait à la production de renflements, avec accumulation de substances de réserve, aux extrémités des rhizomes.

M. Bernard fait remarquer, à ce propos, qu'ainsi s'expliquerait ce fait connu que, jadis surtout, les semis de pommes de terre donnaient des pieds dépourvus de tubercules. « Ce n'est qu'à partir du moment où les endophytes ont été acclimatés, aussi bien que les plantes elles-mêmes, qu'on a obtenu des semis le résultat qu'on en attendait, et que la tubérisation a paru héréditaire. »

Pour bien établir cette théorie, en l'appuyant sur l'expérimentation, M. Noël Bernard a cultivé des pommes de terre dont il a fait deux lots : dans l'un, les tubercules étaient plantés tels quels ; dans l'autre, ils étaient infestés, au moment de l'ensemencement, avec un mycelium paraissant celui de l'endophyte.

---

(1) Noël Bernard : *Etudes sur la tubérisation* (Revue Générale de Botanique. 1902).

Des quatre expériences tentées il semble ressortir que l'infection artificielle a eu pour résultats : 1° une tubérisation plus précoce et plus régulière ; 2° comme conséquence de cette première modification, un allongement moindre des stolons qui doivent se tubériser ; 3° la formation d'un plus grand nombre de tubercules, peu de stolons restant stériles.

D'ailleurs, les différences ont toujours été plus accentuées au commencement de l'expérience qu'à la fin. Et l'explication en est simple, d'après M. Bernard, car « il n'est pas douteux que, si l'on laisse de telles expériences se poursuivre plus longtemps, les plantes du second lot (non infestées artificiellement) finiront par se contaminer plus régulièrement. Il est clair aussi que, dans ces conditions, très voisines de celles de la culture ordinaire, elles finiront par donner des tubercules ».

Nul ne peut contester que ce sont là des résultats qui, s'ils doivent être admis, présentent un réel intérêt, au point de vue pratique comme au point de vue scientifique.

Mais c'est précisément cet intérêt même qui nous a engagé à renouveler les expériences de M. Bernard, en prenant, comme sujet de nos observations, une espèce de *Solanum* autre que le *Solanum tuberosum*.

On sait que, depuis plusieurs années, M. Heckel a attiré l'attention du monde agricole sur le *Solanum Commersoni*, espèce qui est sauvage dans l'Uruguay et sur différents autres points de la côte orientale de l'Amérique du Sud.

L'adaptation naturelle de cette pomme de terre aux terrains très humides — puisque c'est ainsi qu'elle pousse spontanément en Amérique — pourrait permettre en France l'utilisation de certains sols marécageux impropres à d'autres plantations, au cas, du moins, où l'espèce réussirait, en s'améliorant, sous notre climat.

Malheureusement, jusqu'alors, ce n'a été que dans des conditions très particulières, telles que celles réalisées dans les propriétés de M. Labergerie, dans la Vienne, que le *Solanum Commersoni* a donné de forts tubercules, réellement comestibles (1).

---

(1) Ces tubercules sont tellement semblables à ceux du *Solanum tuberosum*, à tous égards, que M. Heckel se demande aujourd'hui si le *Solanum Commersoni* ne serait pas, en réalité, la forme ancestrale et l'espèce-type du *Solanum tuberosum* de nos cultures, qui est, on le sait, tout à fait inconnu à l'état sauvage.

Ailleurs le rendement peut être assez grand, comme on le verra plus loin, *mais les tubercules sont généralement petits, puis placés aux extrémités de très longs stolons, et enfin de formation très tardive.*

Or, il est à noter que ces défauts sont justement ceux que, d'après M. Noël Bernard, présentait autrefois le *Solanum tuberosum*, aux débuts de son acclimatation en Europe. Ce ne fut que lorsque l'infection par les champignons endophytes fut devenue générale dans les sols, et très forte dans les tubercules, que la tubérisation devint, en même temps, plus précoce — les stolons se tubérisant après s'être à peine allongés — et aussi plus régulière et plus abondante.

On entrevoit, dès lors, l'idée qui peut surgir à l'esprit :

Est-ce que, en infestant artificiellement le Solanum Commersoni, *au moment où les tubercules sont plantés, on ne parviendra pas à apporter immédiatement, et d'un seul coup, dans son mode de tubérisation, les modifications qui n'ont été apportées que très lentement, et par le temps, chez le* Solanum Tuberosum.

Tel a été le but dans lequel nous avons entrepris de cultiver ce *Solanum Commersoni*, parallèlement, au reste, à des cultures analogues de deux variétés de *Solanum tuberosum*, la « Marjolin hâtive » et la « Géante de Lyon ».

Notre premier soin a dû être, naturellement, de nous procurer le mycélium d'infection.

Sans nous arrêter à la question de savoir si c'est le *Fusarium* ou une autre espèce, nous avons suivi exactement la méthode indiquée par M. Noël Bernard, et qui aurait, comme nous l'avons vu, réussi à ce physiologiste.

Des tubercules de *Solanum tuberosum* (Géante de Lyon) ont été coupés en tranches longitudinales superficielles, que nous avons traitées pendant quelques minutes dans une solution de sublimé à 1 °/₀, puis lavées plusieurs fois dans l'eau stérile.

Ces tranches ont été déposées, avec un peu d'eau, dans des boîtes de Pétri stérilisées, la face extérieure placée en dessus.

Après quelques jours, un mycelium est apparu, qui s'est couvert de spores de *Fusarium*.

Nous avons ensemencé avec des parcelles de ce mycelium des tranches de pomme de terre, en tubes ordinaires ; et ce sont ces secondes cultures qui nous ont servi de mycelium d'infection.

Le bourgeon terminal de chaque tubercule infesté artificiellement a été enveloppé par un fragment de ce mycelium.

Toutes ces cultures ont été faites dans un terrain silico-calcaire, contenant environ 43 °/₀ de calcaire, 23 °/₀ de sable et 27.5 °/₀ de sable fin et argile.

Nous avons ajouté des scories de déphosphoration (900 kilos à l'hectare), du sulfate de potasse (180 kilos) et, au cours du développement, du nitrate de soude (180 kilos).

Il est bien certain que des pommes de terre avaient déjà été cultivées dans ce terrain. Mais notre but n'était pas de répéter exactement les expériences de M. Noël Bernard, mais plutôt de voir si, en terre ordinaire et quelconque, l'infection artificielle a une influence sur la tubérisation du *Solanum tuberosum*, puis surtout, nous ne saurions trop le redire, de constater les changements apportés par cette infection dans cette autre espèce encore mal acclimatée chez nous, le *Solanum Commersoni*.

Nous décrirons, en premier lieu, les expériences faites sur le *Solanum tuberosum*.

I. **Solanum tuberosum** (Marjolin).

Les tubercules ont été plantés le 15 avril 1904, alors que leur germination était déjà bien commencée. Ils ont été placés à des intervalles de 55 centimètres.

Dans 2 lots de 5 tubercules chacun, la pousse terminale, seule laissée, a été recouverte d'un manchon de mycelium.

2 autres lots de 5 tubercules ont été plantés sans être infestés.

Un lot de chaque série (série non infestée et série infestée) a été conservé jusqu'à la fanaison des pieds.

Mais, dans les 2 autres lots, des pieds ont été arrachés à diverses époques, au cours du développement.

Les résultats des premiers arrachages ont été les suivants :

Les premières pousses étant apparues sur le sol le 23 avril, nous avons déterré 2 pieds, le 27 mai, au moment où commençait la floraison.

L'un, *non infesté* (1), portait 24 tubercules, pesant 70 grammes. Le poids de sa tige feuillée fraîche était de 55 grammes.

---

(1) En employant ces termes *infesté* et *non infesté*, nous sous-entendons toujours : *artificiellement*.

L'autre, *infesté,* portait 50 tubercules, pesant 65 grammes. Le poids de sa tige feuillée était de 105 grammes.

Un nouvel arrachage a lieu le 10 juin, dans les mêmes conditions.

Le pied *non injesté* porte 19 tubercules, du poids total de 140 grammes. Le poids de la tige feuillée est de 100 grammes.

Le pied *infesté* porte 55 tubercules, pesant 250 grammes. Le poids de la tige feuillée est de 150 grammes.

Le 11 juillet, la végétation étant terminée, et tous les pieds étant fanés, nous arrachons les 2 lots (l'un infesté et l'autre non) dans lesquels aucun pied n'a été pris, lors des arrachages précédents.

Le lot des 5 tuberculos *non infestés* a fourni 136 tubercules, pesant 0 k. 882.

Le lot des 5 tubercules *infestés* a fourni 225 tubercules, pesant 2 k. 580.

Nous devons toutefois nous empresser d'ajouter que les poids des tubercules-semences étaient, dans les deux lots, assez différents, car ils étaient respectivement de 160 grammes et de 230 grammes.

Et si nous tenons compte de ces poids, nous trouvons que :

Sans infection, 1 gramme de tubercule-semence a donné 5 gr. 50 de tubercules ;

Avec injection, 1 gramme de tubercule-semence a donné 11 gr. 20 de tubercules.

La différence réelle devient ainsi beaucoup moindre que la différence apparente. Néanmoins cette différence reste assez sensible pour qu'il soit permis d'en tenir compte : et on remarquera qu'elle est de même sens que celle que présentaient déjà les pieds arrachés le 10 juin. Sur les 2 pieds arrachés le 27 mai, les poids étaient à peu près les mêmes, mais les tubercules étaient plus nombreux à la base de la plante infestée.

Avec cette « Marjolin », qui est la variété sur laquelle a expérimenté M. Bernard, nos résultats sont donc assez semblabes à ceux obtenus par cet auteur, et que nous avons rappelés plus haut.

Les pieds infestés ont donné un nombre et un poids de tubercules plus grands que les autres.

Solanum tuberosum (Géante de Lyon).

Les tubercules ont été également plantés le 15 avril, sur une ligne, à 60 centimètres d'intervalle.

Nous avons mis en terre :

2 lots de 5 tubercules *non infestés*, l'un de ces lots pesant 690 grammes, et l'autre 800 grammes ;

2 lots de 5 tubercules *infestés*, l'un pesant 610 grammes, l'autre 730 gr.

6 tubercules *non infestés*.

6 tubercules *infestés*.

Ces derniers tubercules sont ceux qui doivent fournir les pieds que, comme dans l'expérience précédente, nous avons arrachés à divers moments du développement.

Le premier arrachage a eu lieu le 27 mai, en même temps que le premier arrachage des « Marjolin ».

Un pied *infesté* et un pied *non infesté* ne présentaient aucune différence. L'un et l'autre portaient quelques tubercules gros comme un pois.

Le 3 juin, second arrachage, au moment où les inflorescences apparaissent.

Un pied *non infesté*, dont la tige feuillée pèse, fraîche, 0 k. 515, a 10 petits tubercules, pesant 25 grammes.

Un pied *infesté*, dont la tige feuillée pèse 0 k. 670, a 7 gros tubercules, pesant 65 grammes.

Le 10 juin, quand les fleurs s'ouvrent, un pied *non infesté*, dont la tige feuillée pèse 0 k. 645, a 6 tubercules, pesant 60 grammes.

Un pied *infesté*, dont la tige feuillée pèse 0 k. 660, a 7 tubercules, pesant 145 grammes.

Le 24 juin, un premier pied *non infesté*, dont la tige feuillée pèse 0 k. 590, a 9 tubercules, pesant 270 grammes ; un second pied dont la tige feuillée pèse 0 k. 680, a 7 tubercules, pesant 320 gr.

Un pied *infesté*, dont la tige feuillée pèse 1 k. 270, a 7 tubercules, pesant 440 grammes ; un second pied, dont la tige pèse 0 k. 930, a 14 tubercules, pesant 510 grammes.

Le 1^er^ juillet, un pied *non infesté*, dont la tige pèse 1 k. 610, a 10 tubercules, pesant 500 grammes.

Un pied *infesté*, dont la tige pèse 1 k. 900, a 8 tubercules, pesant 800 grammes ; et un autre, également infesté, dont la tige pèse 2 k. 500, a 5 tubercules, pesant 325 grammes.

Il est incontestable que, dans tous ces cas, observés au cours du développement, nous trouvons un avantage assez marqué en faveur des pieds infestés.

Mais cet avantage a disparu complètement au moment de la récolte finale, que nous avons faite à la fin d'octobre.

Le lot de tubercules *non infestés*, pesant 690 grammes, a donné 120 tubercules, pesant 6 k. 400. Soit 9 gr. 25 pour 1 gramme de tubercule-semence.

Le lot de tubercules *non infestés*, pesant 800 grammes, a donné 134 tubercules, correspondant à un poids de 9 k. 660. Soit 12 gr. 07 pour 1 gramme de tubercule-semence.

Le lot de tubercules *infestés*, pesant 610 grammes, a donné 87 tubercules, pesant 7 k. 400. Soit 12 gr. 10 pour 1 gr. de tubercule-semence.

Le lot de tubercules *infestés*, pesant 730 grammes, a donné 84 tubercules, pesant 7 k. 400. Soit 12 gr. 10 pour 1 gr. de tubercule-semence.

Il n'y a vraiment, dans cette récolte finale, aucune différence nette de rendement entre les pieds infestés artificiellement et ceux qui ne l'ont pas été.

Rappelons que le mycelium employé pour l'infection était, comme pour la « Marjolin », du mycelium obtenu sur cette « Géante de Lyon. »

Solanum Commersoni.

La distance conservée entre les pieds a été, ici, plus grande que pour les plants de *Solanum tuberosum*, en raison du grand allongement ordinaire des stolons. Et il importait, pour nos observations et nos comparaisons, que les pieds restassent distincts.

Nous avons planté :

1 lot de 4 tubercules *non infestés*, pesant 155 grammes.

1 lot de 5 tubercules *non infestés*, pesant 270 grammes ;

1 lot de 4 tubercules *infestés*, pesant 185 grammes ;

1 lot de 5 tubercules *infestés*, pesant 290 grammes ;

10 tubercules *non infestés* ;

10 tubercules *infestés*.

Le 20 mai, les inflorescences apparaissent. Un pied *non infesté*, dont la tige aérienne, fraîche, pèse 40 grammes, a 2 stolons de 10 à 15 centimètres. Un pied *infesté*, dont la tige aérienne pèse 60 gr. a 7 stolons de même longueur.

Le 3 juin, tous les touffes ont des fleurs.

Un pied *non infesté*, et dont la tige aérienne pèse 190 grammes, a 5 longs stolons.

Un pied *infesté*, et dont la tige aérienne pèse 210 grammes, en a une vingtaine.

Ni sur l'un ni sur l'autre, toutefois, il n'y a indication d'un début de tubérisation.

Il en est de même le 10 juin, où nous arrachons 2 pieds vigoureux dont l'un a été infesté et l'autre non, et 2 plus faibles, qui sont respectivement dans les mêmes conditions.

Le pied vigoureux *non infesté*, dont la tige feuillée pèse 480 gr., a 4 stolons.

Le pied vigoureux *infesté*, dont la tige feuillée pèse 455 grammes, en a 8.

Le pied faible *non infesté*, dont la tige feuillée pèse 175 grammes, a 1 long stolon.

Le pied faible *infesté*, dont la tige feuillée pèse 161 grammes, en a 10.

Le 24 juin, il n'y a pas davantage de tubercule.

Ce jour-là :

Un pied *non infesté*, dont la tige feuillée pèse 0 k. 825, a 5 stolons de 20 à 25 centimètres ; un second, dont la tige feuillée pèse 0 k. 770, en a 6, de 25 à 45 centimètres.

Un pied *infesté*, dont la tige feuillée pèse 0 k. 950, a 20 stolons, de 30 à 50 centimètres ; un second, dont la tige feuillée pèse 1 k. 040, en a 8, de 20 à 45 centimètres.

Il y aurait bien, on le voit, jusqu'alors, une petite différence entre les pieds non infestés et ceux qui le sont. Ces derniers paraissent avoir tout de suite un plus grand nombre de stolons.

Nous commencions donc à espérer que la tubérisation serait, en même temps, chez ceux-ci, plus rapide.

Nous avons été vite déçu, car le 1er juillet :

Un pied *non infesté*, dont la tige feuillée pèse 1 k. 710, a 1 stolon de 10 centimètres ; un second dont la tige pèse 0 k. 760, en a 4, parmi lesquels l'un offre un commencement de tubérisation terminale.

Par contre, nous ne pouvons constater cette tubérisation : ni sur un pied *infesté*, dont la tige feuillée pèse 0 k. 725, et qui a 10 stolons de 30 centimètres environ, ni sur un second également *infesté*, dont la tige pèse 1 k. 230, et qui a 6 stolons, longs de 10 à 45 centimètres.

Ceci étant, il nous est permis de supposer que c'est par pur hasard que, le 11 juillet, l'arrachage nous donne les résultats suivants :

Un pied *non infesté*, dont la tige feuillée pèse 1 k. 720, a 3 petits tubercules, pesant ensemble 7 grammes ; un second, dont la tige feuillée pèse 1 k. 150, a 1 tubercule du poids de 6 grammes.

Un pied *infesté*, dont la tige pèse 1 k. 210, porte 13 tubercules, pesant 170 gr. ; un second, dont la tige pèse 1 k. 910, a 11 tubercules, pesant 30 grammes.

Assurément ces résultats seraient à retenir si ceux obtenus le 1^er^ juillet ne laissaient supposer des caprices trop grands de végétation pour qu'il ne fût pas imprudent de se livrer à une interprétation qui serait trop hâtive.

En somme, certains pieds infestés se sont tubérisés plus vite que certains pieds non infestés, mais l'inverse est également vrai.

Et ce ne sont pas les résultats finaux qui font disparaître notre incertitude et nous permettent de tirer une conclusion ferme, car le 25 octobre, lorsque nous avons arraché tous les lots pesés :

Les 4 tubercules *non infestés*, du poids de 155 grammes, ont donné 356 tubercules, pesant 10 k. 750. Soit 69 gr. 3 pour 1 gramme de tubercule-semence.

Les 5 tubercules *non infestés*, du poids de 270 grammes, ont donné 485 tubercules, pesant 10 k. Soit 37 gr. pour 1 gr. de tubercule-semence.

Les 4 tubercules *infestés*, du poids de 185 grammes, ont donné 313 tubercules, pesant 8 kilos. Soit 43 gr. 2 pour 1 gr. de tubercule-semence.

Les 5 tubercules *infestés*, du poids de 290 grammes, ont donné 231 tubercules, pesant 5 k. 285. Soit 18 gr. 2 pour 1 gr. de tubercule-semence.

Tous ces rendements sont très élevés, et — sans doute par suite des engrais minéraux fournis — sont supérieurs, croyons-nous, à ceux qui avaient été obtenus jusqu'alors à Marseille.

Mais ce n'est pas là le fait qui nous intéresse en ce moment.

Nous devons ici surtout remarquer qu'ils ont été aussi forts dans les pieds sans infection artificielle que lorsque les bourgeons des tubercules-semences ont été recouverts de mycelium.

Les résultats n'ont donc pas été, dans l'ensemble, aussi nets, ni aussi démonstratifs que nous l'espérions.

L'infection artificielle a bien paru, au début, dans le *Solanum Commersoni*, influer sur le nombre des stolons, mais cette influence ne s'est pas maintenue, et ne s'est sensiblement exercée ni sur l'époque de la tubérisation, ni sur le nombre et le poids des tubercules.

Une objection, d'ailleurs, est permise, et nous sommes le premier à la soulever.

L'infection a été pratiquée sur les tubercules-semences du *Solanum Commersoni*, avec du mycelium provenant du *Solanum tuberosum*.

Elle eût dû être faite avec du mycelium provenant de tubercules de *Sol. Commersoni*.

Telle était bien notre intention. Malheureusement, pour des raisons d'installation de laboratoire, ces expériences furent commencées assez tard, l'année dernière ; et, dans le laps de temps dont nous avons disposé avant le moment de la plantation des tubercules-semences, nous avons bien pu provoquer le développement d'un mycelium sur les tubercules de *Solanum tuberosum*, nous n'avons pas réussi avec les tubercules de *Solanum Commersoni* mis dans les boîtes de Petri.

Il semblerait — et la constatation est peut-être intéressante — que nos tubercules de *Solanum Commersoni* étaient beaucoup moins infestés, même par le *Fusarium*, que ceux de *Solanum tuberosum*.

Notre intention est donc de recommencer nos essais dès que nous pourrons obtenir, isolés, les véritables endophytes des *Solanum*.

Mais, en attendant, nous communiquons ces premiers résultats, qui prouvent peut-être, tout au moins, qu'il semble bien qu'on trouve, au commencement de la végétation des *Solanum*, et surtout du *Solanum tuberosum*, une influence de l'infection, telle que l'a signalée M. Bernard, cette influence néanmoins, dans nos expériences, n'étant pas assez grande, ni assez nette, pour entraîner, sans recherches ultérieures, une conviction absolue.

Il faut bien reconnaître que nous n'avons modifié que d'une façon très douteuse, et beaucoup moins que pouvait le faire espérer le raisonnement exposé dans les premières pages de cet article, le mode de végétation actuel du *Solanum Commersoni*.

Il est vrai que cet insuccès peut être expliqué par les nouvelles observations qu'a publiées M. Gallaud, pendant que nos essais étaient en cours d'exécution.

D'après M. Gallaud, on n'obtient pas le véritable endophyte, mais seulement des formes accessoires, en employant la méthode qu'a indiquée autrefois M. Bernard.

Nos résultats seraient alors la confirmation que, en effet, les formes peu satisfaisantes que nous nous sommes procurées par cette méthode ne sont pas celles qui agissent réellement sur la tubérisation.

Et néanmoins les quelques modifications que nous avons signalées sembleraient indiquer, en même temps, que ces formes, telles que le *Fusarium*, peuvent avoir, elles aussi, sur la tubérisation une légère influence, s'exerçant dans le même sens que celle du véritable endophyte.

En réalité, le problème est encore très obscur ; et c'est pourquoi nous n'avons pas cru inutile de faire connaître nos essais, qui peuvent apporter, à l'occasion, leur petite part contributive dans cette question de la tubérisation, pour l'éclaircissement de laquelle on ne saurait trop, en ce moment, multiplier les expériences.

QUELQUES CAS DE POLYEMBRYONIE

CHEZ PLUSIEURS ESPÈCES DE PALMIERS

par **M. C. L. GATIN.**

Ayant eu récemment l'occasion de faire germer des graines d'un grand nombre de genres et d'espèces de palmiers, j'ai remarqué que quelques-unes de ces graines, appartenant aux espèces *Phœnix canariensis* Hort. et *Pinanga patula* Bl., possédaient deux embryons qui avaient parfaitement germé et qui présentaient quelques particularités qui m'ont paru mériter une description.

1° PHŒNIX CANARIENSIS.

Les caractères morphologiques de la germination de ce palmier sont trop connus pour qu'il soit nécessaire d'en parler ici. Je rappellerai seulement qu'il germe suivant le mode que Martius (1). a désigné sous le nom de « germinatio remotiva » et que son cotylédon ne possède pas de ligule.

Une graine, provenant d'un lot qui m'avait été obligeamment envoyé par M. Poirault, directeur de la ville Thuret, a donné deux plantules. Cette anomalie n'a été remarquée, par suite de diverses circontances, que 32 jours après le semis (2). A ce moment la graine a été déplantée et les plantules fixées pour l'étude anatomique.

La graine était de forme normale et présentait, à l'intérieur, la conformation habituelle de ses congénères Elle était donc uniloculée et provenait du développement d'un seul carpelle.

Elle était en partie digérée par un colylédon de forme normale, auquel se rattachaient, par deux pétioles distincts, deux germinations de taille inégale (fig. 1).

---

(1) Martius : *Historia nat. palmarum* (Munich, 1823-1850).

(2) Dans une serre maintenue à une température de 25 à 27° C.

La plus grande des deux présentait les dimensions d'une germination normale de même âge, dont elle ne se distinguait par aucun caractère anatomique.

La plus petite, au contraire, était restée très grêle et très courte, bien qu'elle se trouvât à un stade de développement équivalent. Au point de vue anatomique, elle offrait une lignification beaucoup moins avancée. Il suffit, pour s'en rendre compte, de comparer les fig. 2 et 3, qui représentent des coupes pratiquées à la périphérie du cylindre central de régions homologues des racines de ces deux germinations. L'endoderme de la racine, chez la petite germination (fig. 3) ne se distingue par aucun épaississement alors qu'il est très net chez la grande. Les faisceaux du bois sont de même incomparablement moins développés dans la racine de la petite plantule (Fx. fig. 3) que dans celle de la grande (Fx. fig. 2).

Ces différences dans la lignification, particulièrement manifestes dans les racines, se retrouvaient, à un degré moindre dans les autres parties de ces deux plantules.

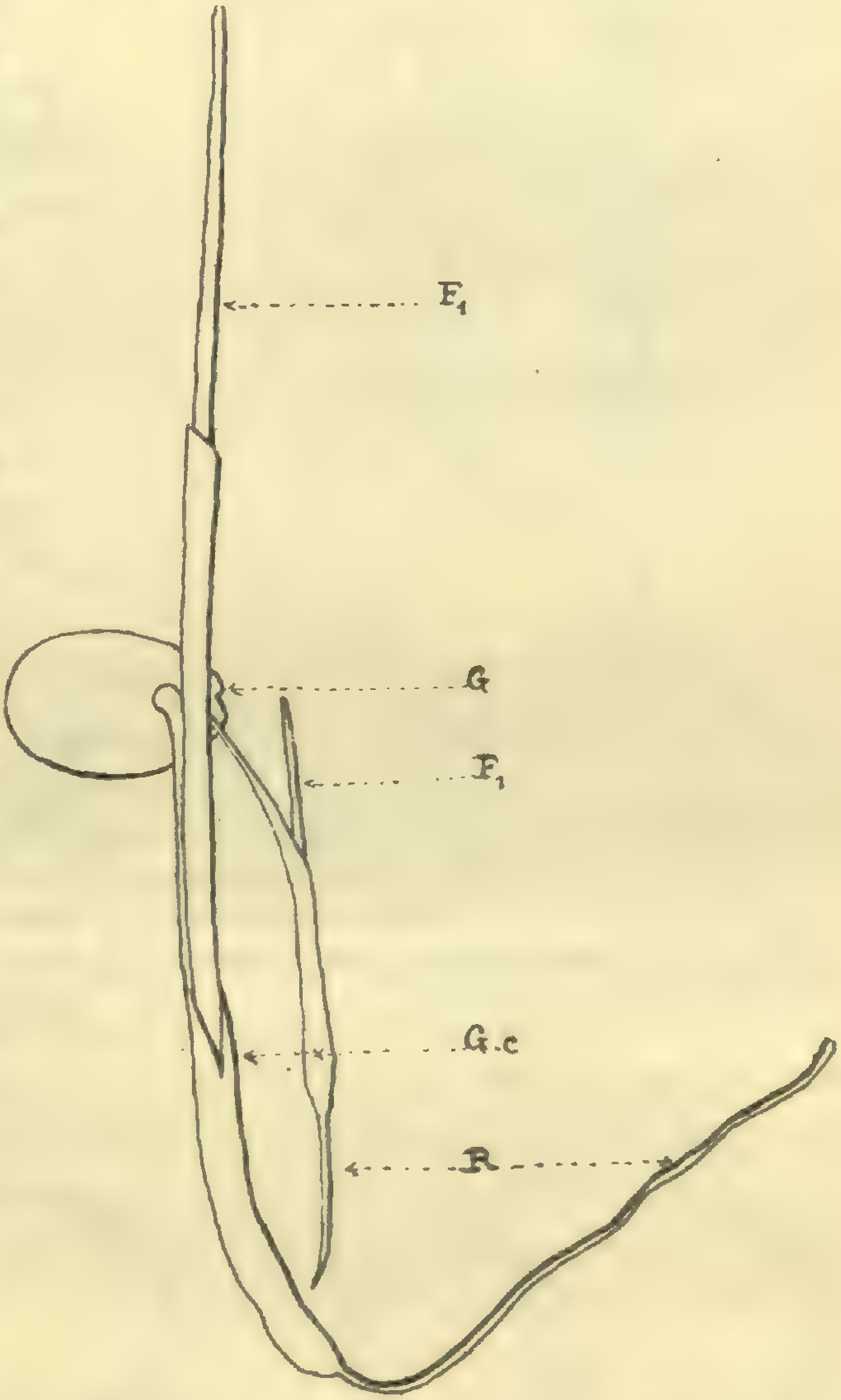


Fig. 1. — Graine de *Phœnix canariensis* Hort, avec ses deux embryons germant (grandeur naturelle). — R, racines; G.c, gaines cotylédonnaires ; F^1, F^1, première feuille; G, graine.

La structure du cotylédon m'a paru encore plus intéressante.

Les pétioles cotylédonnaires possédaient, comme cela est normal (1), des faisceaux libéro-ligneux dont le nombre va crois-

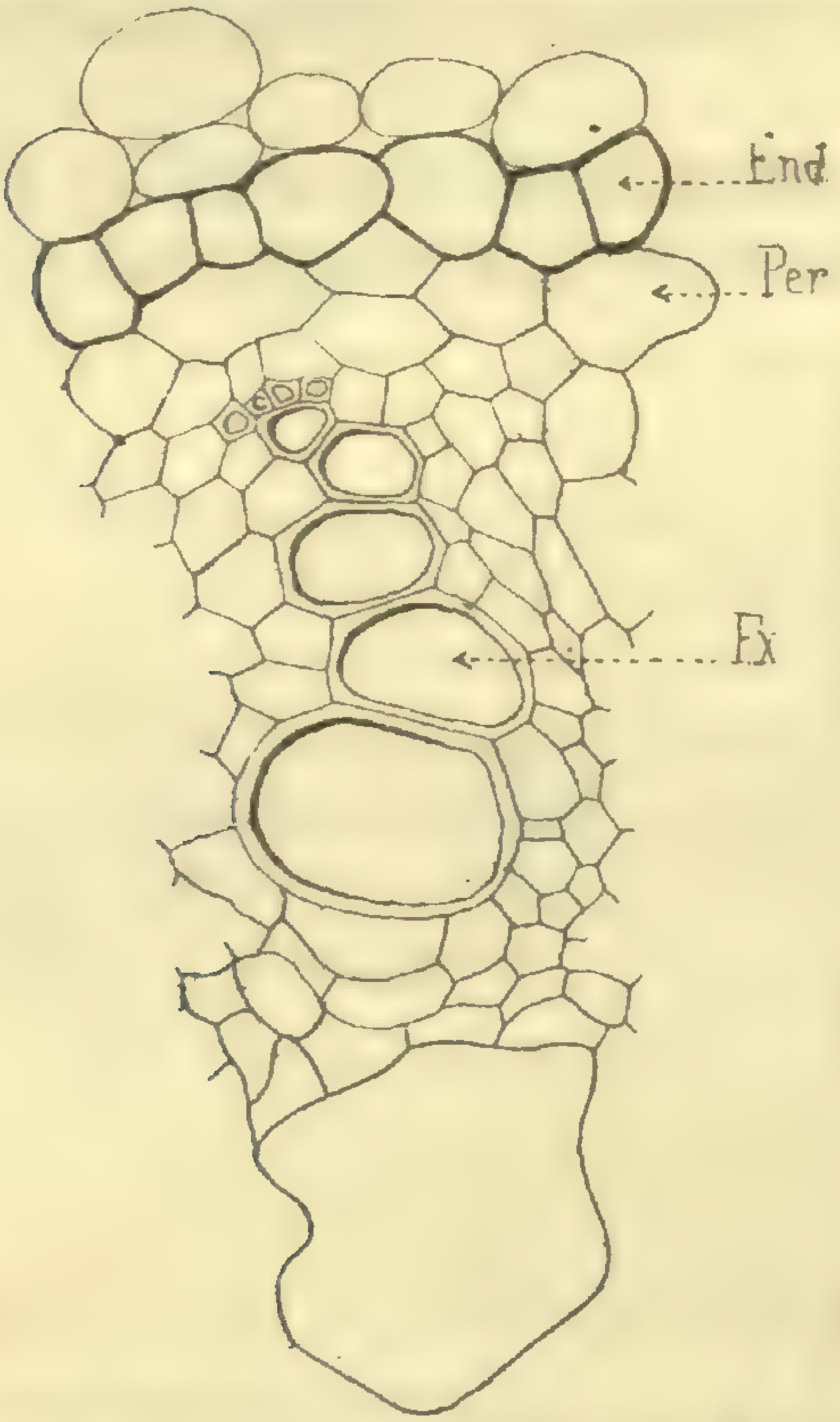


Fig. 2. — Coupe dans la partie moyenne de la racine de la grande germination de *Phœnix canariensis* (grossissement = 200). — End : endoderme; Per : péricycle; Fx : faisceau ligneux.

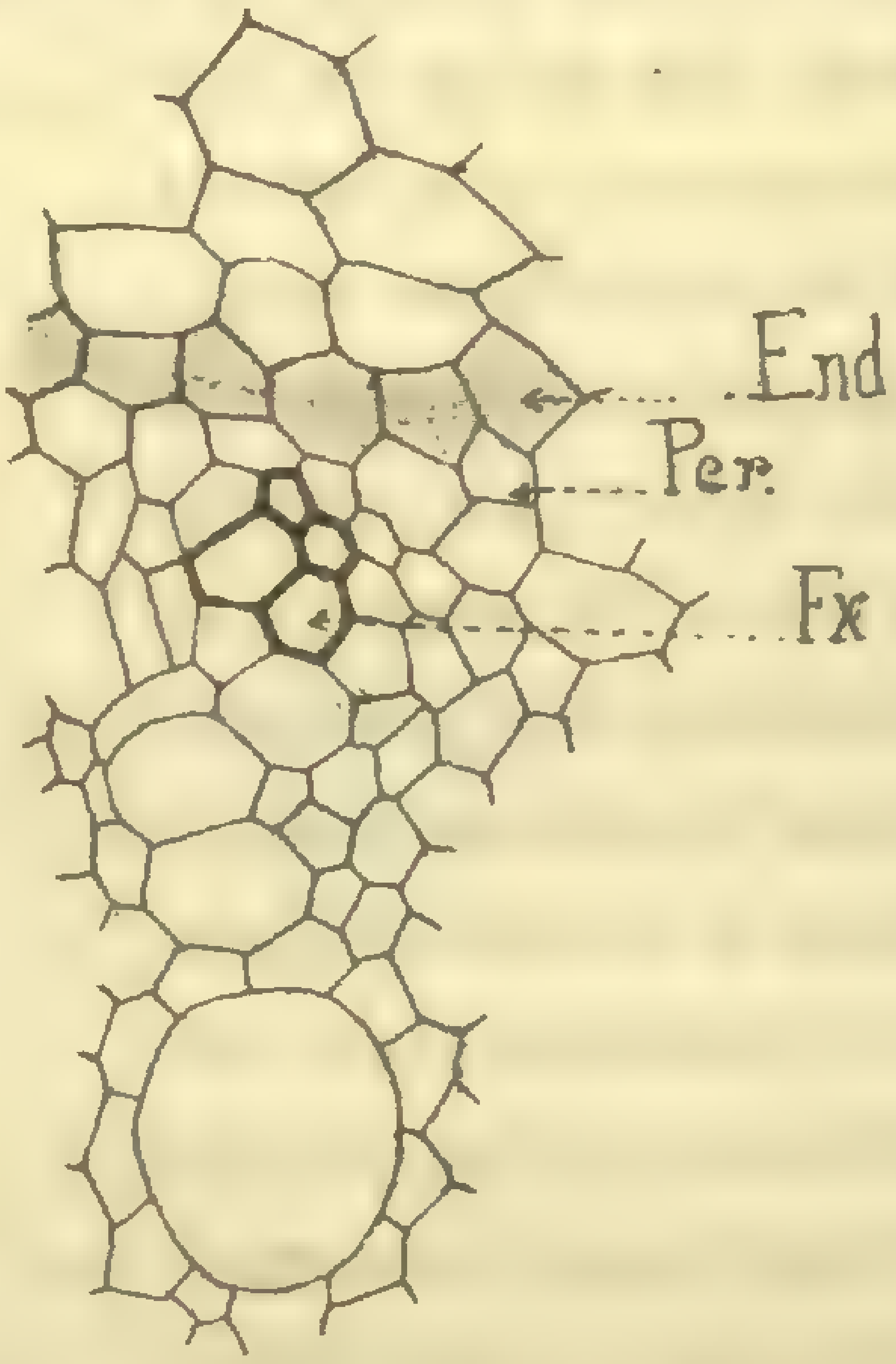


Fig 3. — Coupe dans la partie moyenne de la racine de la petite germination de *Phœnix canariensis* (grossissement = 200). — End : endoderme ; Per : péricycle ; Fx : faisceau ligneux.

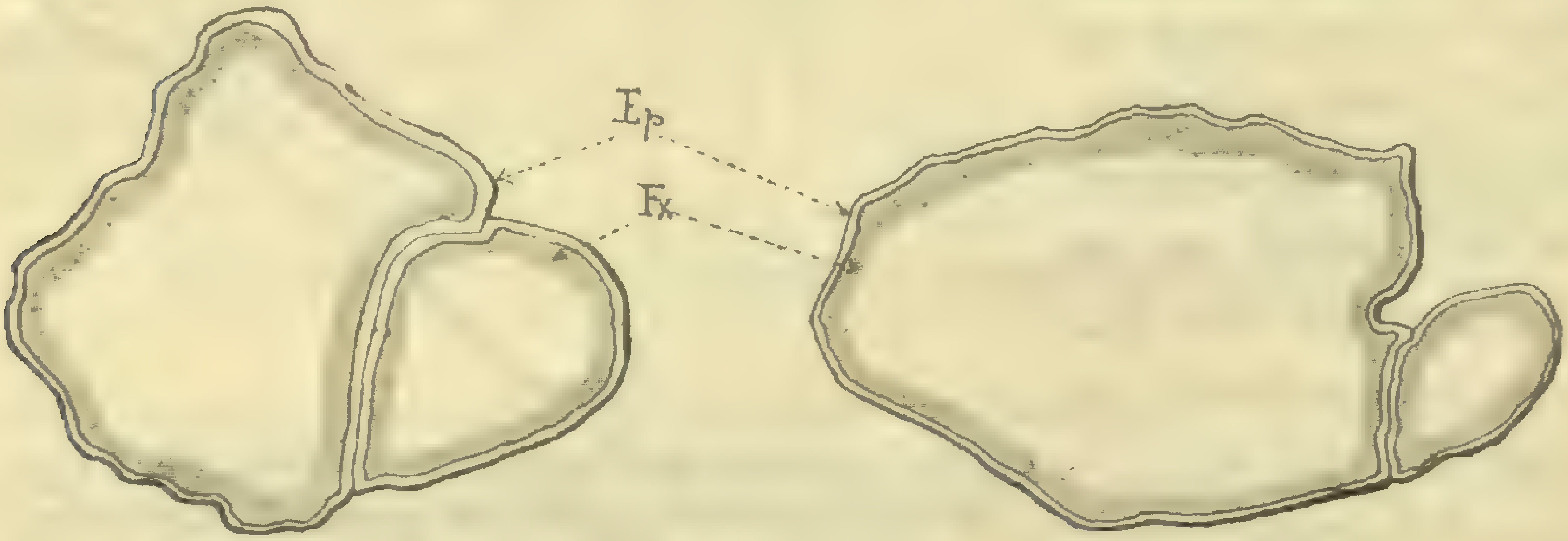


Fig. 4 et 5. — Coupe schématique transversale du double cotylédon de la germination de *Phœnix canariensis*. A gauche, coupe pratiquée près de l'insertion des pétioles ; à droite, un peu plus haut. — Ep : épiderme ; Fx : région des faisceaux.

---

(1) G. Firtsch : *Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Keimpflanze der Dattelpalme* (Sitzungsber. der Kais. AK. d. Wiss. zù Wien. Abt. I, Bd. XCIII. 1886.) Gehrke. — *Beitrage zür Kentniss der Anatomie von Pameulkemlingen* (Inaug. Diss-Berlin, 1887).

sant à mesure que l'on se rapproche du suçoir. Ils s'étaient étroitement accolées pour traverser le tégument de la graine et semblaient se perdre dans un cotylédon unique. Celui-ci bien que possédant une forme normale, était formé en réalité de deux parties étroitement accolées et de taille très inégale. La plus petite allait en s'amincissant comme le montrent les schémas des figures 4 et 5 et correspondait à la plus petite des germinations.

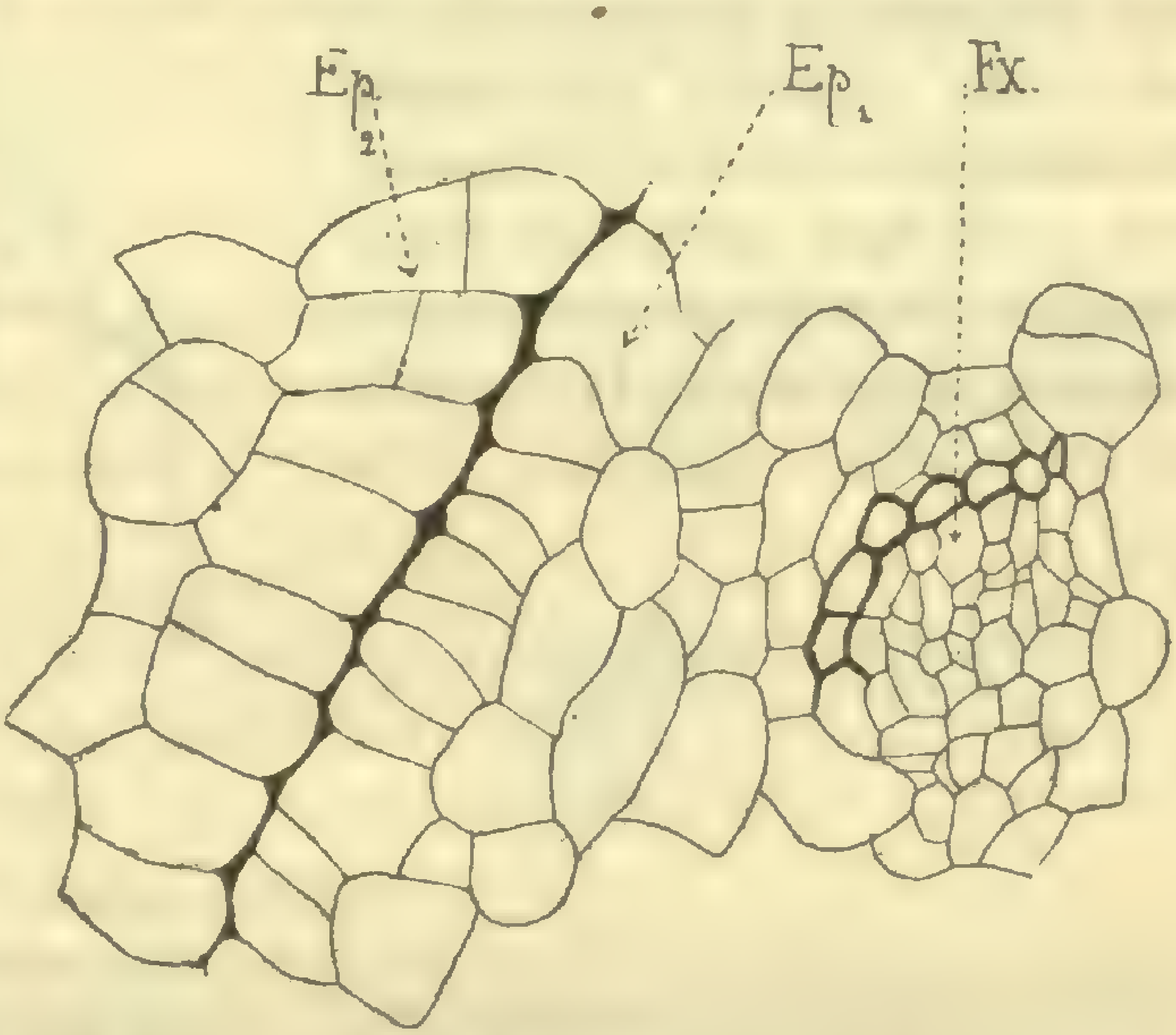


Fig. 6. — Coupe de l'ensemble des deux cotylédons de la graine de *Phœnix canariensis* montrant leur contact (grossissement = 300). — Ep^1 épiderme du petit cotylédon; Ep^2 : épiderme du grand cotylédon ; Fx : un faisceau du petit cotylédon.

Chacun de ces cotylédons avait une structure normale, c'est-à-dire qu'il se composait d'une masse de cellules grandes et irrégulières, présentant un cercle de faisceaux à sa périphérie et recouverte d'un épiderme. Les épidermes des deux cotylédons étaient très étroitement accolés dans la partie où ils se trouvaient en contact (fig. 6) et les membranes externes des cellules de ces épidermes fortement épaissies.

2° Pinanga patula.

Ce palmier, à l'inverse du *Phœnix canariensis*, germe suivant le mode « admotiva », c'est-à-dire que la jeune plantule se développe tout contre la graine. Elle est réunie au cotylédon par un court pétiole et possède une ligule.

Deux graines d'aspect normal, provenant d'un envoi que je dois à l'amabilité de M. H. F. Macmillan, curateur des jardins botaniques de Peradeniya (Ceylan), possédaient deux embryons.

Ces graines étaient normalement constituées. La première avait été déplantée 108 jours après son semis (1). Les deux plantules étaient de taille un peu inégale (fig. 7), et semblaient émerger d'une gaîne cotylédonnaire unique. Elles possédaient d'ailleurs un seul cotylédon et ne présentaient pas entre elles de différences anatomiques notables, comme cela avait lieu pour les deux plantules de *Phœnix canariensis* étudiées plus haut. Le pétiole cotylédonnaire unique, très

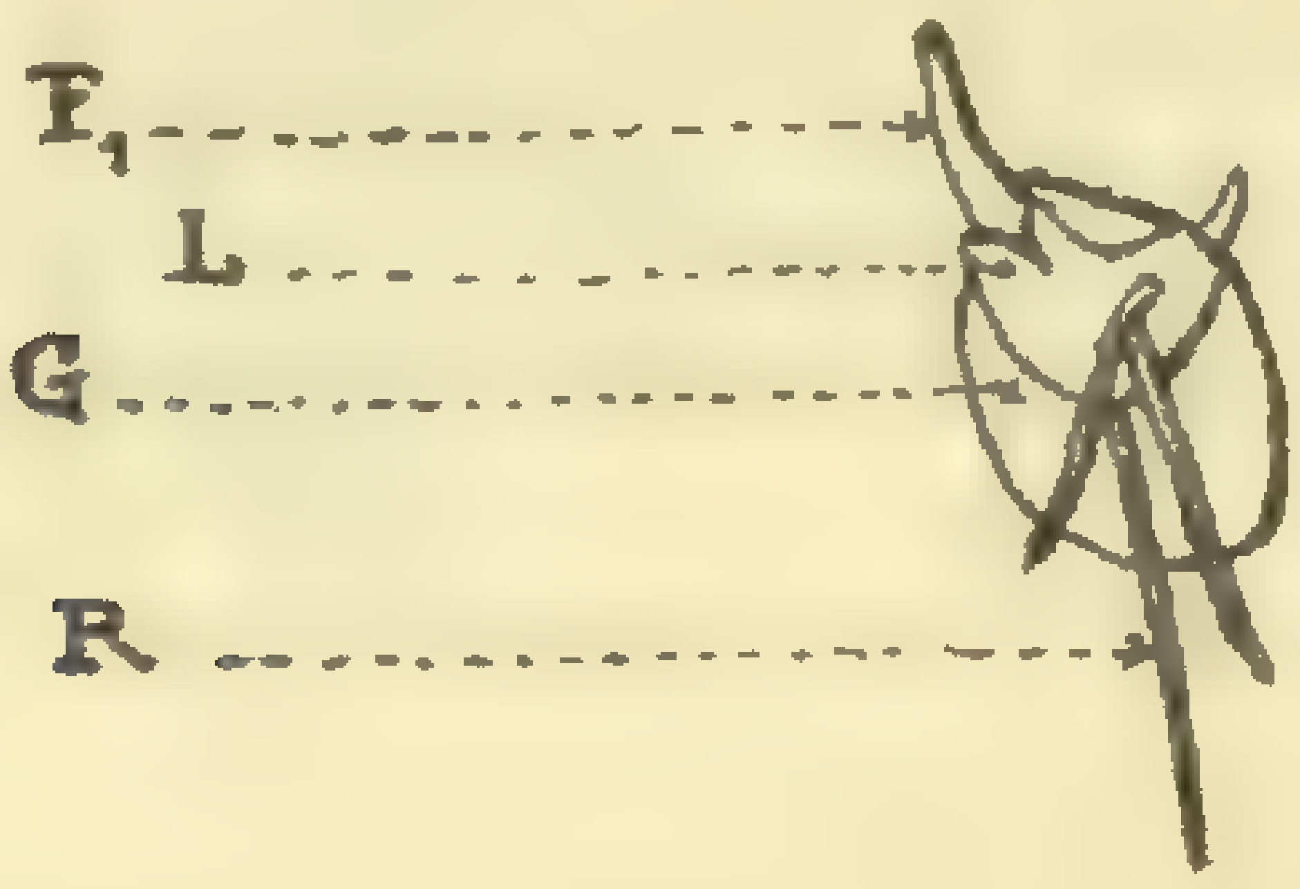


Fig. 7.— Graine de *Pinanga patula* Bl., avec deux embryons germant (grandeur naturelle) F^1 : première feuille; L: ligule ; G : graine ; R : racine.

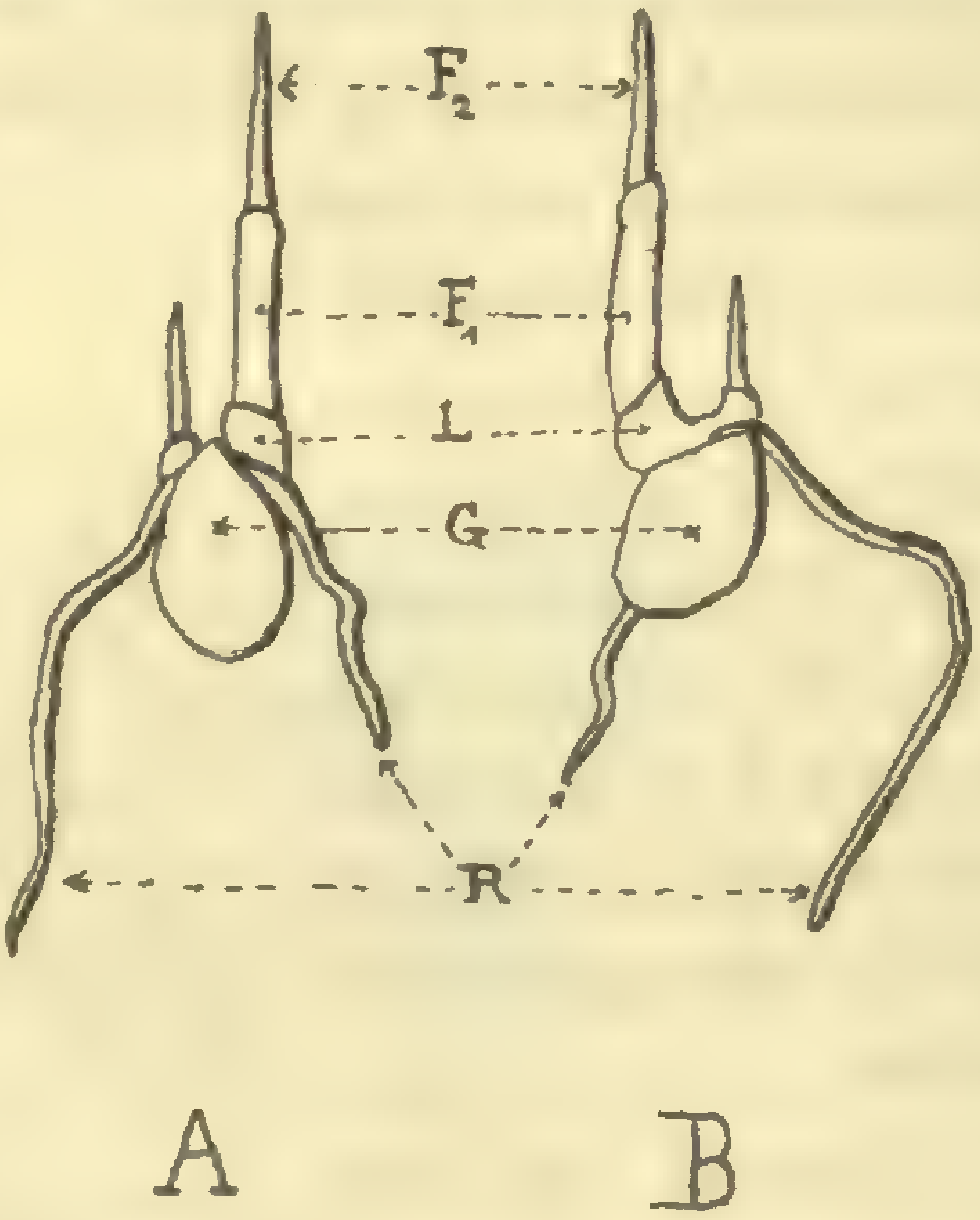


Fig. 8 et 9. — Graine de *Pinanga patula*, vue par deux de ses faces A et B avec deux embryons germant (grandeur naturelle). F^1,première feuille ; F^2 : deuxième feuille ; L : ligule ; G : graine ; R : Racines.

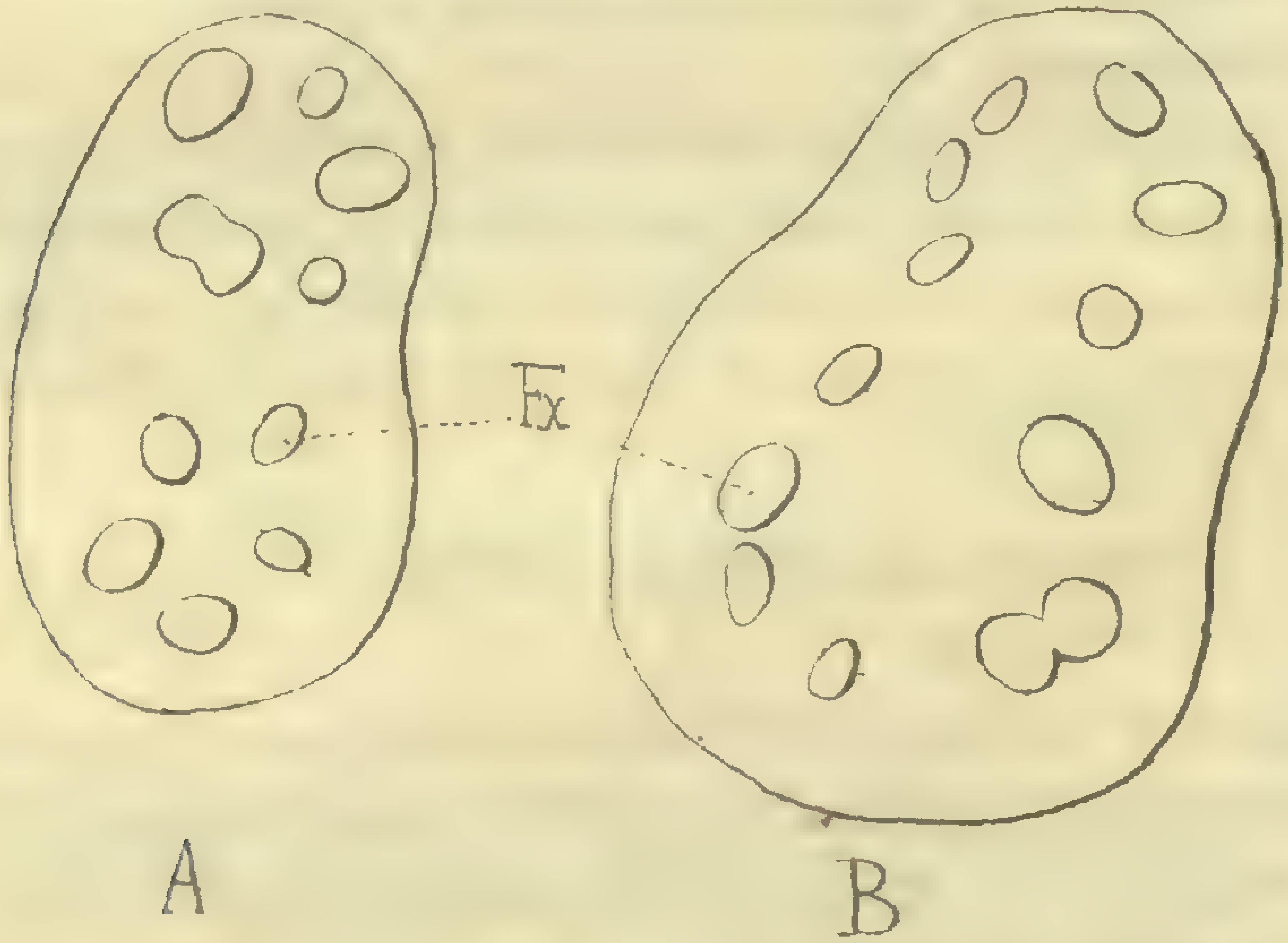


Fig 10 et 11. — Coupes schématiques dans le pétiole cotylédonnaire de *Pinanga patula* : A, pétiole cotylédonnaire ; B, base du cotylédon ; Fx : faisceaux libéro-ligneux.

---

(1) Dans une serre maintenue à une température de 25 à 27°.

court, possédait deux cercles de faisceaux libéro-ligneux (fig. 10). En pratiquant une série de coupes allant du pétiole vers le cotylédon, j'ai pu constater que les deux cercles de faisceaux s'ouvraient l'un vers l'autre de façon à n'en plus former qu'un seul dans le cotylédon unique, qui possédait la structure normale.

La seconde graine, déplantée 145 jours après son semis possédait deux plantules beaucoup plus développées (fig. 8 et 9) et de taille un peu inégales. Ces deux plantules ne présentaient, avec celles provenant de la première graine, d'autre différence que leur état plus avancé de développement.

Forbes (1) avait déjà signalé, chez le *Cocos nucifera L.*, des cas de polyembryonie dus à la fertilité des trois carpelles ou même à l'augmentation du nombre des loges du fruit, qui, d'après ses observations, peut atteindre jusqu'à 14.

Les cas que je viens de décrire m'ont paru d'autant plus intéressants à signaler qu'ils s'écartent, par leur origine, des cas décrits par Forbes et qu'ils constituent, je crois, les premiers exemples de polyembryonie véritable dont on ait donné une description chez les palmiers.

(1) H. O. Forbes : *Notes on the Cocas nucifera* (Journal of Botanny, vol. VIII, 1879, P. 193-194.)

ÉTUDES

SUR LES

MYCORHIZES ENDOTROPHES

par I. GALLAUD *(Suite).*

(Planches I à IV).

ANEMONE NEMOROSA.— Un assez grand nombre de Renonculacées se rangent dans la série dont le type est représenté par le *Paris quadrifolia*. Nous avons déjà trouvé un certain nombre de *Ranunculus* où l'endophyte, en majeure partie extra-cellulaire, se rapprochait de celui de l'*Arum*, avec toutefois une certaine tendance à la localisation des arbuscules dans les deux dernières assises de l'écorce précédant l'endoderme. Dans d'autres Renonculacées, cette localisation est beaucoup plus précise et le mycélium est uniquement intracellulaire. Elles appartiennent donc à la série du *Paris*. C'est en particulier le cas des Anémones et des Ficaires.

Le rhizome souterrain de l'*Anemone nemorosa* porte de nombreuses racines ayant au plus 1/2 mm. de diamètre, rarement ramifiées. La structure anatomique de leur écorce, uniforme d'un bout à l'autre de la racine, comprend : une assise pilifère dont les cellules quelquefois un peu saillantes en forme de papille sont fortement cutinisées sur leur face externe et teintées d'un brun acajou qui donne à la racine sa couleur caractéristique. Au-dessous, l'assise subéreuse, sans cellules de passage différenciées, est formée de cellules uniformément allongées dans le sens longitudinal. Le parenchyme cortical qui lui fait suite comprend 4 assises à parois minces : les 2 premières sont formées de cellules allongées longitudinalement ; les 2 suivantes beaucoup moins allongées, surtout celles en contact avec l'endoderme, ont en revanche une section transversale beaucoup plus large. L'endoderme, épaissi sur ses faces radiales, est formé de cellules aplaties, très allongées suivant l'axe de la racine. L'écorce ne renferme pas de méats (Pl. III, fig. 31).

L'endophyte, accolé étroitement à la surface de la racine, traverse directement l'assise pilifère en s'étranglant au passage des membranes. Dans la 2e assise il forme une ou deux anses et atteint rapidement les 2 assises suivantes où les filaments s'allongent beaucoup dans la direction de la plus grande longueur des cellules et portent ainsi l'infection loin du point de pénétration. Un grand nombre de ces filaments se terminent par des vésicules, très grosses parfois, et faisant hernie dans les cellules voisines. Ils gagnent la 5e assise où ils forment des pelotons compacts, très enchevêtrés, formés uniquement d'hyphes de même grosseur. Enfin les hyphes pénètrent dans la dernière assise formée de cellules courtes et y donnent des arbuscules composés très serrés, remplissant de leurs fines branches emmêlées toute la cellule. Parfois encore on rencontre dans cette dernière assise une vésicule qui alors remplit toute la cellule en s'appliquant sur ses parois.

Cet endophyte très voisin des précédents par son développement toujours intra-cellulaire et la localisation dans une même assise des arbuscules complexes est toujours présent et en grande abondance dans les racines d'Anémone, quelle que soit leur origine. Il faut en conclure qu'il est très fréquent dans le sol des sous-bois où ces plantes sont toujours localisées. D'autre part sa croissance est très rapide car il m'est arrivé de trouver des racines, récoltées en novembre et par conséquent très jeunes, complètement envahies par le champignon.

Ficaria ranunculoides. — L'endophyte de la Ficaire (*Ficaria ranunculoides*) a été vu par N. Bernard (01). Stahl (00) au contraire n'a jamais constaté sa présence. En réalité les racines de Ficaire sont fréquemment infestées, mais pas d'une façon constante. Il m'est arrivé de faire de nombreuses coupes dans les différentes racines d'un même pied sans rencontrer d'endophytes.

Les racines atteignent rarement l'épaisseur de 1 mm. ; elles se ramifient peu et ont une surface lisse dépourvue de poils radicaux. Au point de vue anatomique on distingue (Pl. III, fig. 33) : une assise pilifère cutinisée à l'extérieur, une assise subéreuse à parois minces sans cellules de passage différenciées ; au-dessous, dans les plus petites racines (1/3 ou 1/2 mm.), se trouve un parenchyme cortical fait de cellules arrondies en section transversale, peu cohérentes vers le milieu et laissant entre elles de nombreux méats, mais beaucoup plus serrées et adhérentes sur les bords, c'est-à-dire sous l'assise subéreuse et contre l'endoderme. Dans les racines plus grosses on trouve sous l'assise subéreuse deux rangées de cellules assez étroitement unies, à parois un peu épaissies ; il en est de même pour les 3 assises précédant l'endoderme ; dans l'intervalle s'étendent de grandes lacunes limitées par des trabécules assez fins, formés de cellules empilées qui relient les assises périphériques aux assises centrales formant gaine autour du cylindre central.

Il est à remarquer que l'assise qui précède l'endoderme est seule formée de cellules courtes presque isodiamétriques alors que toutes les autres cellules de l'écorce sont fortement allongées dans le sens de l'axe de la racine.

Le mycélium, qui vit à l'extérieur étroitement appliqué sur la surface de la racine, s'élargit en un point en une sorte d'épatement et à cet endroit perce la membrane externe qu'il traverse en s'étranglant. Il traverse de même l'assise subéreuse et se répand dans les cellules des 3^e et 4^e assises en se ramifiant et en formant une ou deux anses. Dans ce trajet le filament, très gros relativement (il peut atteindre 12 μ d'épaisseur), donne parfois des vésicules. Il continue ensuite son chemin vers le centre de la racine en traversant successivement les différentes cellules des trabécules sans jamais pénétrer dans les méats ou les lacunes corticales. Arrivé dans les cellules de la 3^e assise qui précède l'endoderme, il s'y loge en formant plusieurs anses et souvent des vésicules ; de là, de nombreuses ramifications, qui ont un peu diminué d'épaisseur, se rendent dans l'assise suivante et remplissent les cellules de pelotons mycéliens enchevêtrés formés d'hyphes d'épaisseur constante. De proche en proche l'infection gagne toutes les cellules de cette assise. Il en part des filaments qui viennent occuper la dernière assise et y donnent des arbuscules compacts remplissant toutes les cellules. Il y a donc autour de l'endoderme un double manchon formé par une première rangée de cellules bourrées de pelotons d'hyphes et par une seconde bourrée d'arbuscules.

Remarquons que la Ficaire n'est pas constamment infestée. Il m'est arrivé de rencontrer des stations où aucun pied n'avait de mycélium interne et, dans une même station, des pieds dépourvus d'endophytes à côté d'autres qui en contenaient. Cela prouve que l'endophyte de la Ficaire, sous sa forme libre, n'habite pas toujours les stations de cette plante et que, lorsqu'il y existe, il n'a dans la terre qu'un faible développement qui ne peut le mettre en contact avec toutes les plantes d'une même station. En revanche il est certain que son développement intraradiculaire est très rapide car dans les racines infestées il est toujours très abondant, même dans celles qui ont poussé récemment.

Par ses caractères d'ensemble, cet endophyte est très voisin de celui de l'Anémone. Il est à remarquer que le caractère de vie toujours intracellulaire, qui, dans le cas de l'Anémone, pouvait uniquement résulter de l'absence de méats dans cette plante, est bien propre au champignon lui-même, car il reste intracellulaire même dans la Ficaire, où méats et lacunes abondent et où, par contre, l'épaisseur des membranes offre une certaine résistance à la pénétration des hyphes dans l'intérieur des cellules.

ÉTUDE RAPIDE DE QUELQUES PLANTES INFESTÉES SE RATTACHANT AU TYPE PARIS

A. — ANGIOSPERMES. — Les endophytes du type *Paris*, quoique d'une façon générale beaucoup moins fréquents que ceux du type *Arum* parmi les plantes de nos pays (1), se rencontrent dans un grand nombre de familles des Angiospermes, des Gymnospermes et des Cryptogames vasculaires. Nous venons d'en étudier quelques exemples avec détails. Dans ce qui suivra, je passerai rapidement en revue quelques plantes à mycorhizes qui se rattachent à ce type *Paris* en ne signalant pour elles que les particularités les plus intéressantes.

Les Violariées qu'on place dans la classification non loin des Droséracées auxquelles appartient le *Parnassia* déjà étudié ont quelques traits communs avec lui. En particulier, les *Viola*, qui sont assez souvent infestés, ont un endophyte uniquement intracellulaire et montrent une certaine tendance à la localisation des arbuscules et des sporangioles dans des cellules déterminées.

---

(1) Le Paris et le Colchique déjà examinés sont les seules plantes à mycorhizes du type *Arum* que j'ai relevées parmi les Monocotylédones que j'ai eu l'occasion d'étudier. Il n'est pas douteux qu'il y en ait d'autres. Janse a décrit les endophytes de quelques Monocotylédones qui semblent se ranger dans le type *Paris*. En tous cas, il est certain que les endophytes du type *Paris* sont beaucoup moins fréquents que ceux du type *Arum* dans les Monocotylédones.

Dans *Viola sylvestris*, où le système radiculaire est très ramifié, les fines radicelles hébergent souvent un champignon. Les racines qui ne dépassent pas 1/3 de mm. en largeur ont conservé leur écorce à structure primaire comprenant : une assise superficielle à cellules allongées longitudinalement, avec quelques rares poils absorbants ; une 2^{e} assise sans cellules de passage et 3 couches constituant le parenchyme qui précède l'endoderme. Ces 5 couches sont formées de cellules à parois assez épaisses, étroitement unies entre elles.

Le mycélium dans sa partie libre est de couleur brune, fréquemment cloisonné, à menbrane épaissie ; il pénètre au travers des deux premières assises et se répand dans les deux suivantes où il conserve ses parois épaisses et quelques cloisons mais perd sa coloration. Il est ondulé, peu abondant d'ailleurs et étroitement accolé aux parois des cellules comme s'il y trouvait une substance servant à sa nourriture. Il donne assez souvent des vésicules de forme singulière ; ce sont des sortes de boudins très irréguliers, présentent des culs-de-sac latéraux et fortement contournés dans les cellules qui les logent (fig. 6). Finalement le mycélium se termine par des arbuscules et des sporangioles assez simples et peu enchevêtrés rappelant ceux du *Ruscus* ; mais ces organes au lieu de se former dans des cellules quelconques sont toujours logés dans les deux assises qui précèdent l'endoderme. De plus alors que les cellules non infestées sont allongées dans le sens longitudinal les cellules qui renferment des arbuscules et des sporangioles sont courtes et presque isodiamétriques comme les cellules correspondantes du *Paris*.

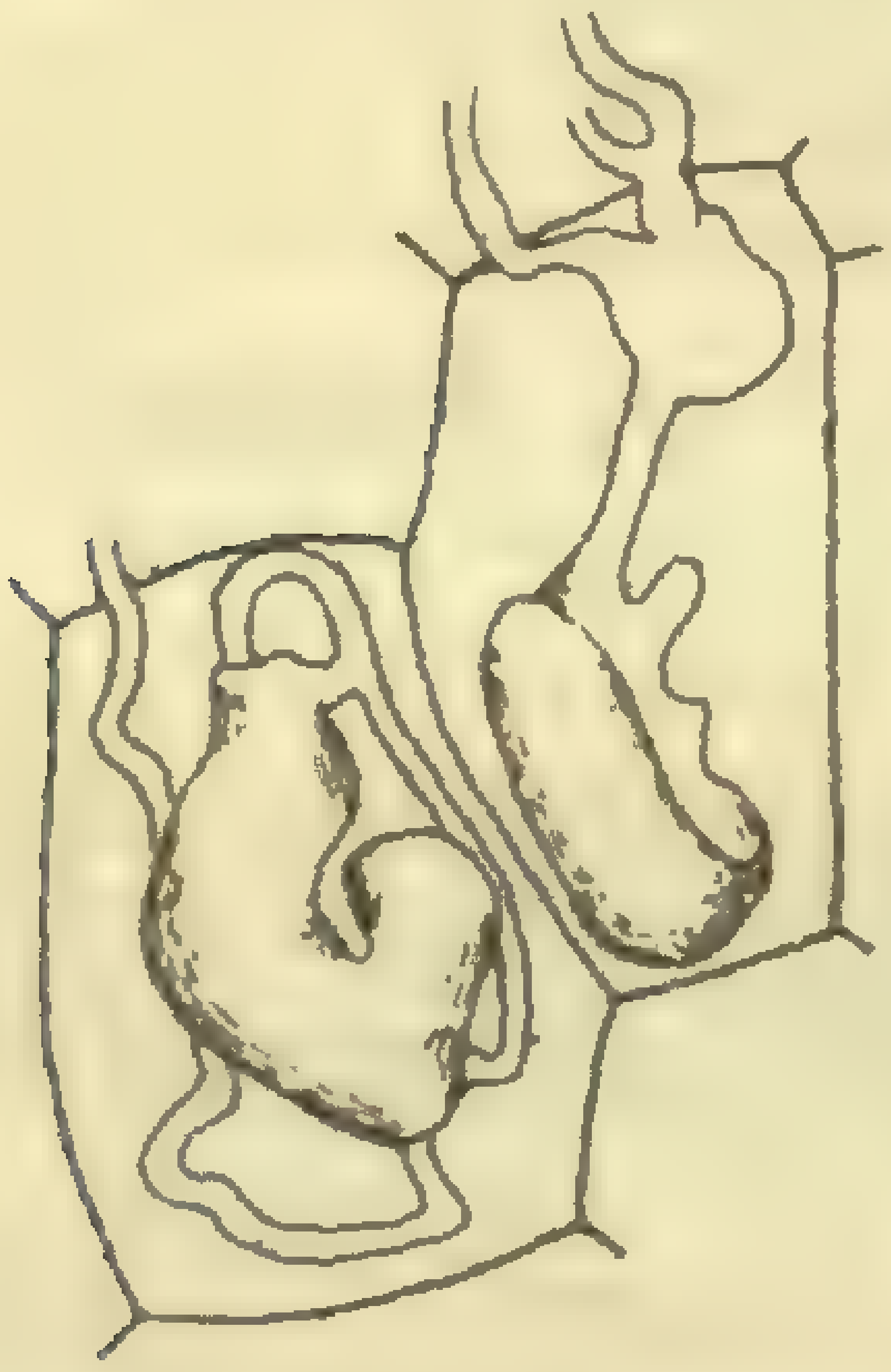


Fig. 5. — *Viola sylvestris*. Vésicules de forme anormale.

Dans *Viola canina*, *V. hirta*, *V. odorata*, on retrouve la même structure générale et la même disposition de l'endophyte. Il est à remarquer que dans *Viola odorata* où les cristaux en oursins sont très abondants, même dans les petites radicelles, le mycélium pénètre dans les cellules qui les contiennent, ce qui est en contradiction avec les affirmations de la plupart des auteurs (fig. 6). Non loin des Violariées se placent les *Polygala* dont l'endophyte est très voisin.

Parmi les Ombellifères, l'*Hydrocotyle vulgaris* présente une particularité intéressante. Les fines radicelles qui se forment aux nœuds du rhizome souterrain renferment fréquemment deux champignons que leurs caractères morphologiques font reconnaître nettement comme deux formes très distinctes l'une de l'autre. L'un d'eux a tous les caractères des endophytes du type *Paris*. L'autre se remarque de suite à cause de sa faculté de fixer énergiquement le bleu coton tandis que le premier reste toujours coloré en bleu pâle. Il est en outre beaucoup plus fin; les dimensions transversales du filament sont au maximum de 2 μ. Il présente de place en place des renflements locaux atteignant 5 μ de diamètre; souvent aussi ces sortes de petites vésicules sont fixées à l'extrémité de rameaux très-courts. Cet endophyte loge quelques-uns de ses filaments dans les méats, mais il est le plus souvent à l'intérieur des cellules; là, sans jamais s'enrouler, il se ramifie en branches rectilignes qui n'affectent jamais la forme d'arbuscules.

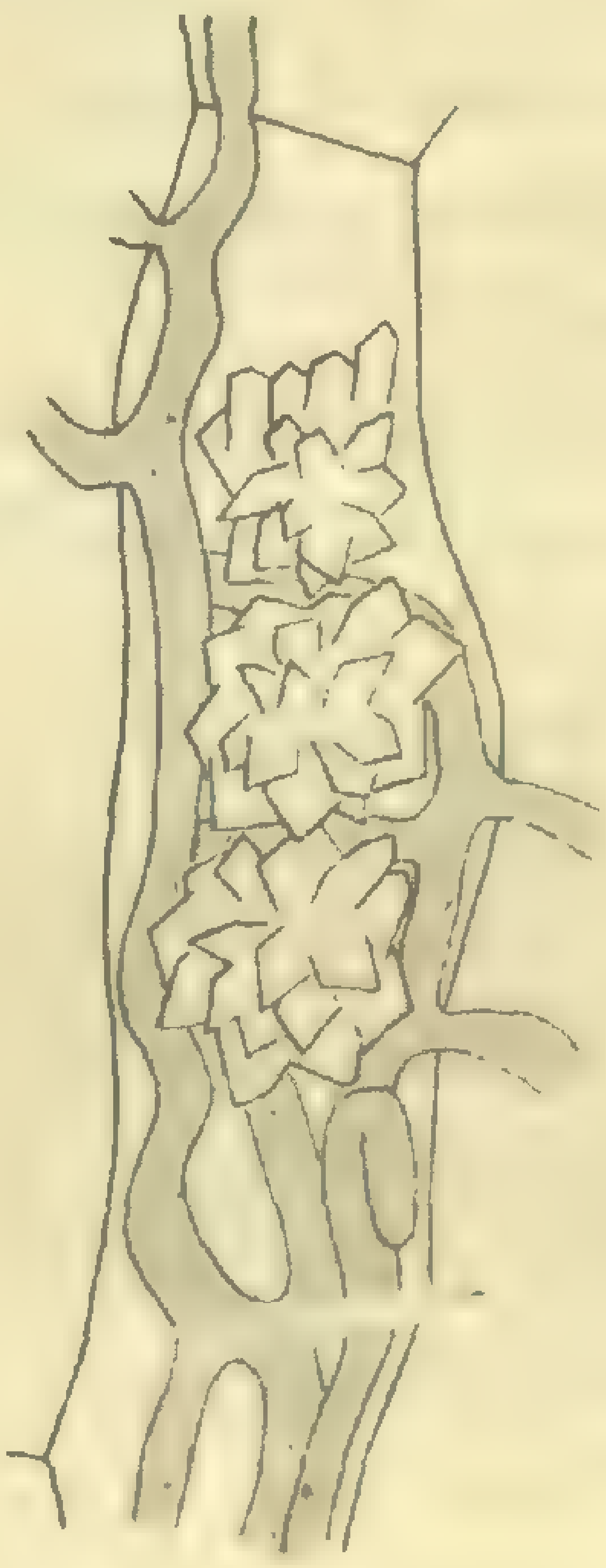


Fig. 6. — *Viola odorata.* **Filaments mycéliens dans une cellule à cristaux d'oxalate de calcium.**

Les deux myccéliums vivent côte à côte, parfois dans la même cellule, mais jamais je n'ai pu voir entre les deux des relations anatomiques montrant qu'il s'agit d'une même espèce. D'ailleurs sur les portions du mycélium extérieur aux racines on retrouve pour les deux champignons les même différences. Le champignon à mycélium fin se ramifie au dehors comme à l'intérieur de la plante et y donne les renflements qui le caractérisent (1).

Le *Sanicula europæa*, autre Ombellifère, qui habite toujours les sous-bois humides, est infestée dans ses longues racines très fines. Elle renferme aussi les deux formes de mycélium décrites pour l'*Hydrocotyle*.

B. — Gymnospermes. — La plupart des Gymnospermes présentent une assez grande homogénéité au point de vue de la forme et du mode de distribution de leurs endophytes. D'autre part ces endophytes ont quelques caractères un peu spéciaux mais ils ne me semblent pas cependant assez distincts pour mériter de former une série à part, comme l'a proposé Von Tubeuf (96) pour les Conifères.

On rencontre des endophytes surtout dans les Conifères. Quelques-uns ont déjà été étudiés avec beaucoup de soin ; je passerai donc rapidement sur ces cas bien connus. En particulier les *Podocarpus* ont été l'objet de nombreuses recherches de la part de Nobbe et Hiltener (99), Janse (97), Shibata (02), Petri (03). On a déjà signalé la structure spéciale de leurs racines à cellules corticales pourvues d'épaississements annelés, le mode singulier de leur ramification donnant par suite d'un arrêt de croissance de petits mamelons latéraux. Le mycélium, toujours intracellulaire, se pelotonne beaucoup dans les cellules, parfois il donne des vésicules et finalement, au milieu de pelotons plus serrés et situés plus profondément que les autres, il forme de nombreux sporangioles assez simples.

L'endophyte de l'*Araucaria excelsa* déjà signalé par Janse, présente les mêmes particularités. Cette concordance est d'autant plus remarquable que les deux genres font partie de deux groupes très distincts des Conifères ; les *Araucaria* sont rangés dans les Pinoïdées, les *Podocarpus* ont de nombreuses affinités avec les Taxoïdées. [Eichler dans Engler et Prantl (89).]

J'ai étudié de très près le *Sequoia gigantea* qu'on rencontre assez fréquemment dans les bois et les jardins des environs de Paris où il a été introduit. Il diffère quelque peu au point de vue de l'anatomie de ses racines et de la structure de ses endophytes des Conifères précédentes. Toutefois il s'agit encore ici du même type de mycorhize.

---

(1) Je rappelle que j'ai trouvé dans *Endymion nutans* et *Muscari racemosum* deux champignons, l'un endophyte du type *Arum*, l'autre rappelant de très pres le second endophyte de l'*Hydrocotyle*. Dans les poils rhizoïdes des Mousses et des Hépatiques on rencontre aussi parfois, en dehors des endophytes ordinaires de ces plantes, un mycélium que son aspect ferait identifier avec le précedent. Mais l'absence d'organes de multiplication ne me permet pas d'être très-affirmatif.

Les grosses racines du *Sequoia* assez fortement enfoncées dans le sol se relèvent vers leurs extrémités libres et étalent la multitude de leurs radicelles presque à la surface du sol, au contact de la couche d'humus formée par l'entassement des aiguilles et des brindilles tombées de l'arbre. Un léger grattage superficiel met à nu un enchevêtrement de racines qui présentent l'aspect suivant : sur de minces ramifications brunies et très cassantes, qu'on reconnaît de suite pour de vieilles racines qui ont exfolié leur écorce, naissent deux sortes de radicelles : les unes d'assez fort diamètre (5 à 6 mm.) sont charnues, lisses, presque rectilignes, d'un blanc éclatant et non ramifiées ; elles atteignent jusqu'à 30 cm. de longueur sans diminuer d'épaisseur et se terminent brusquement en pointe mousse. Ce sont évidemment des organes de réserve et elles sont dépourvues d'endophytes. Les autres, plus minces (1/2 à 1 mm.), sont brunes, très irrégulières de forme, bosselées et déformées. Elles ont de nombreuses ramifications endogènes : le plus souvent chaque petit rameau est arrêté de très bonne heure dans sa croissance (à 1 cm. environ) et donne naissance près de sa pointe à une ramification de même nature qui en produira d'autres à son tour. Il s'agit évidemment ici d'organes analogues aux « mamelons » du *Podocarpus* mais l'arrêt de croissance se produisant moins rapidement ils peuvent prendre un plus grand développement. C'est surtout à eux que peut s'appliquer en toute rigueur le terme de « ramification sympodique », que Janse (97) donne aux racines à mamelons successifs du *Podocarpus*. L'ensemble a nettement l'aspect des racines coralloïdes bien connues pour différentes plantes à mycorhizes.

Au point de vue anatomique ces racines de 2^e^ catégorie qui sont seules infestées, mais non pas toutes, ont dans l'écorce de 15 à 18 rangées de cellules (Pl. II, fig. 25). Les 3 premières sont formées de cellules étroites, allongées longitudinalement, sans méats entre elles. Il n'y a aucun poil absorbant. Les assises suivantes qui constituent le parenchyme cortical jusqu'à l'endoderme comprennent des cellules allongées longitudinalement, rondes en section transversale, laissant entre elles des méats. Leurs parois sont minces mais sur les faces en contact elles portent des bandes d'épaississement allongées dans le sens de la longueur de la racine, formant des cadres de soutien qu'on retrouve plus développés sur les faces radiales des cellules de l'endoderme. Dans les racines très jeunes et très minces ces cadres ne se rencontrent que sur les cellules endodermiques et sur celles des 2 ou 3 assises les plus voisines tandis que dans les racines âgées ils s'étendent à partir de l'endoderme sur toutes les cellules corticales, à l'exception cependant de celles des 3 assises les plus externes.

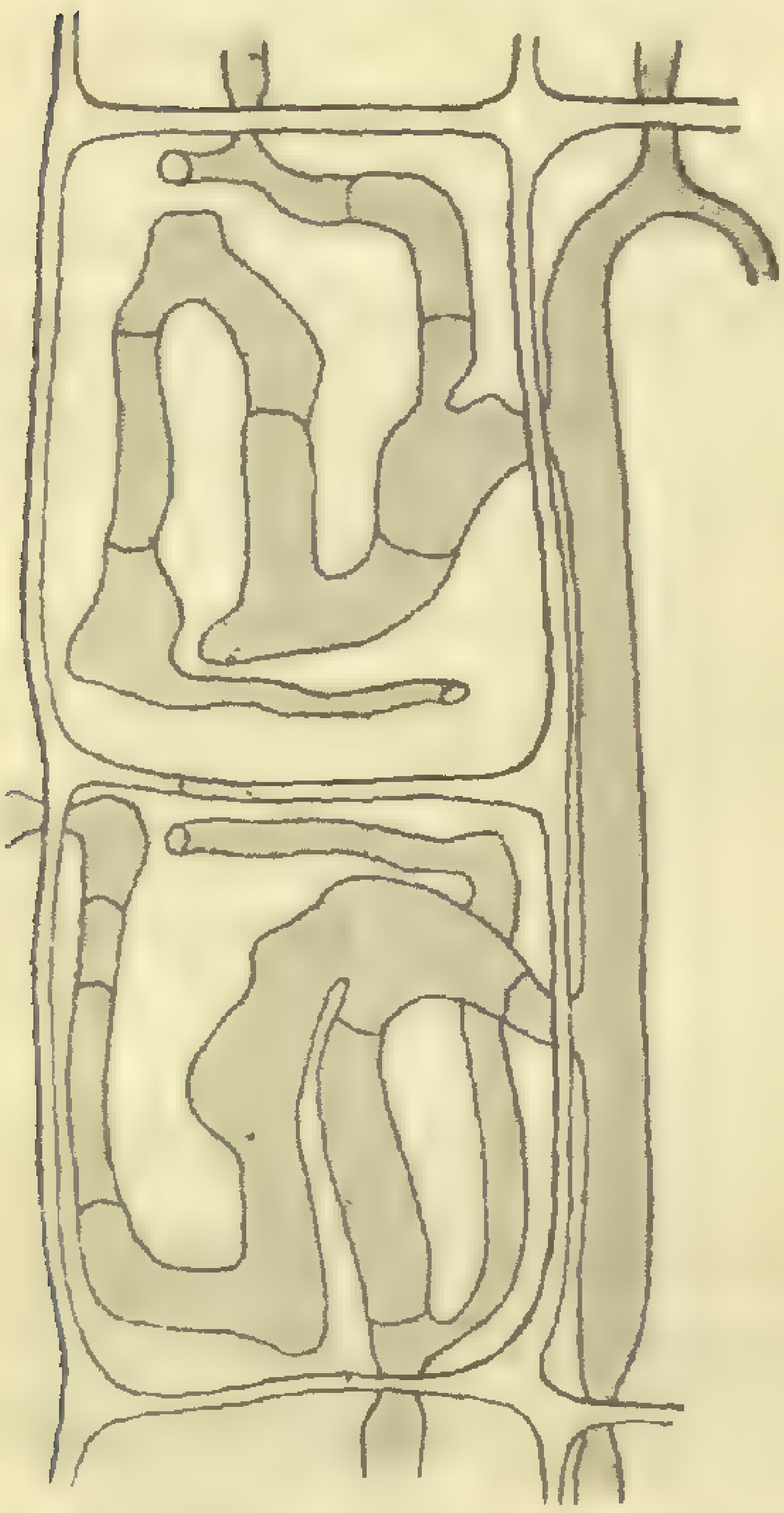


Fig. 7. — *Sequoia gigantea*. Deux cellules envahies par des filaments à cloisons transversales.

L'endophyte est toujours intracellulaire. Sous sa forme libre il vit à la surface de la racine étroitement appliqué contre elle. Le filament pénètre au travers de la membrane externe en s'étranglant, traverse rapidement la 1re cellule et s'engage dans les suivantes où il s'enroule plusieurs fois. Dans cette région, il est généralement de grande taille (jusqu'à 12 μ de diamètre) et présente quelques cloisons transversales courbes à convexité tournée du côté du point de croissance (fig. 7). Fréquemment on observe autour de la membrane du champignon une gaine claire ayant 1 μ à 1 μ 1/2 d'épaisseur, semblable à celle que j'ai déjà signalée pour d'autres endophytes. La zone infestée s'élargit à mesure que le filament pénètre plus avant dans l'écorce par suite des ramifications nombreuses qu'il forme ; en même temps son diamètre diminue. Il continue d'ailleurs à former des pelotons et des vésicules dans les cellules, mais quand il a atteint une certaine profondeur les anses du peloton deviennent plus rares ; le filament, encore assez gros (6 à 7 μ), fait un ou deux tours dans la cellule et donne latéralement un grand nombre de fins rameaux (1 μ) qui s'enchevêtrent et constituent un arbuscule, mais d'un type un peu spécial : il n'est pas terminal comme d'habitude car le filament qui l'a fourni continue sa route et va en donner de nouveaux dans la cellule voisine (Pl. IV, fig. 42) ; les plus fins rameaux n'ont pas moins de 1 µ d'épaisseur ; enfin s'ils rappellent en gros la structure des arbuscules composés du *Paris* ils ne se forment pas dans des cellules nettement localisées. Il est à remarquer qu'en général les cellules à arbuscules sont plus courtes que les cellules voisines qui renferment uniquement des pelotons de grosses hyphes.

La plupart des radicelles que j'ai examinées étaient infestées, quelques-unes très abondamment et dans toutes les saisons. Sur certaines les points de pénétration étaient assez nombreux et très rapprochés les uns des autres. Ces faits indiquent que l'endophyte sous sa forme libre est largement développé dans la terre où s'étendent les racines les plus ténues du *Sequoia*.

En dehors des Conifères étudiées ci-dessus un grand nombre d'autres, surtout parmi les Cupressinées et les Taxinées, ont des mycorhizes endotrophes. Von Tubeuf (96) en donne une liste assez longue. Je n'ai pas vu par moi-même la distribution et les particularités morphologiques des endophytes de toutes ces plantes. Je ne puis donc dire s'ils se rattachent aux formes que je viens de décrire. En tout cas, ces dernières, par leurs arbuscules composés dans le *Sequoia*, leur vie toujours intracellulaire, se rattachent nettement aux endophytes du type *Paris*. Toutefois, l'absence de localisation précise des arbuscules et des sporangioles, la présence de sporangioles simples dans le *Podocarpus* et l'*Araucaria* dénotent une certaine parenté avec les endophytes du type *Arum*.

C. Cryptogames vasculaires. — Parmi les Filicinées de nos pays, l'*Ophioglossum vulgatum* est constamment infesté. On le rencontre aux environs de Paris dans quelques stations étroitement localisées où le sol compact et argileux paraît lui convenir particulièrement. Il présente des racines assez nombreuses, lisses, d'aspect jaunâtre, sans ramifications, ni poils absorbants. Le diamètre de ces racines, à peu près constant d'un bout à l'autre, est d'environ 1 mm.

L'écorce comprend en moyenne 15 rangées de cellules (Pl. III, fig. 34 et 35). Dans les 3 premières, les cellules étroitement unies les unes aux autres, sont affaissées irrégulièrement. Les suivantes, arrondies en section transversale, allongées longitudinalement, laissent entre elles de nombreux méats triangulaires.

Seules les 5 ou six premières assises sont infestées. Les suivantes, à cellules bourrées d'amidon, sont dépourvues d'endophytes. Le filament venu de l'extérieur traverse rapidement les cellules des 3 premières assises et se développe davantage dans les 3 suivantes. Il s'y ramifie fréquemment et donne de nombreuses hyphes qui sont appliquées contre la membrane de la cellule, comme si elles se développaient entre elle et le protoplasme. C'est sans doute cette disposition qui a fait croire à Russow (72) et à Kuhn (89), qui ont étudié l'Ophioglosse, qu'une partie du mycélium était intercellulaire. Rarement un filament va directement d'une face à l'autre de la cellule et dans ce cas il semble qu'il refoule simplement devant lui sans la rompre la gaine d'ectoplasme qui enveloppe le contenu cellulaire. On constate en effet qu'il y a toujours autour de ces filaments une zone claire, sorte de manchon vide, entre le filament et le protoplasme qu'ils traversent.

Quelques cellules renferment uniquement des filaments en même temps que des grains d'amidon assez rares ; mais la plupart des cellules infestées des assises 4, 5 et 6 contiennent de grosses sporangioles arrondies atteignant 30 μ de diamètre, d'aspect floconneux, placées à l'extrémité de filaments mycéliens assez ténus (Pl. IV, fig. 43). Ces sporangioles sont souvent en grand nombre dans la même cellule qu'ils remplissent complètement. Il n'y a jamais de grains d'amidon dans les cellules à sporangioles.

Nous avons vu déjà que certaines Filicinées appartenaient à la série de type *Arum*. L'Ophioglosse s'y rattache en partie par l'absence de pelotons mycéliens, la forme simple de ses sporangioles et leur distribution irrégulière dans de nombreuses assises mais le mycélium toujours intracellulaire malgré la présence de méats fait ranger cette Filicinée parmi les plantes de la série du *Paris*. Nous avons donc encore ici comme pour les Liliacés et les Renonculacées un exemple d'une famille naturelle de plantes où les endophytes sont assez distincts pour être rangés dans des séries différentes.

§ 3. — Série des Hépatiques.

Hépatiques. — Un grand nombre d'Hépatiques renferment dans leurs tissus des champignons filamenteux qui ont fait considérer ces plantes comme ayant des mycorhizes. Bien que ce dernier nom ne s'applique pas exactement à des plantes dépourvues de racines je le conserverai dans les descriptions suivantes car il est consacré par l'usage.

Les champignons qui vivent dans les Hépatiques présentent des caractères assez spéciaux dans leur structure, leur distribution et leur mode de vie, pour mériter de former encore un groupe à part.

J'ai surtout étudié une Jungermaniacée à thalle, le *Pellia epiphylla* et une Marchantiacée, le *Fegatella conica*. J'ai aussi constaté l'infection dans certaines Hépatiques où elle n'avait pu être mise en évidence par Golenkin, en particulier pour *Marchantia polymorpha* et une *Lunularia*.

Dans une même station de *Pellia epiphylla* tous les thalles ne sont pas infestés et ceux qui le sont, le sont inégalement, sans qu'il soit possible, d'ailleurs, d'établir entre eux d'autres différences qu'on puisse nettement attribuer à l'infection.

Le champignon, lorsqu'il est bien développé, occupe toutes les cellules du thalle, là où elles s'accumulent pour former la nervure, et s'étend d'un épiderme à l'autre. En revanche, on ne le rencontre jamais dans les parties minces du thalle, là où ce dernier n'est formé que de 1, 2 ou 3 couches de cellules pourvues de chlorophylle. Il est aussi absent ou très rare dans la portion du thalle où vient s'engainer le pied du pédicelle du sporogone et ce pédicelle lui-même n'en renferme jamais. Par contre, toutes les cellules de la région infestée, sauf celles des deux épidermes inférieur et supérieur, sont souvent occupées.

Le champignon (Pl. III, fig. 36) est toujours intracellulaire, les cellules ne laissant jamais de méats entre elles. Les filaments, parfois cloisonnés et atteignant 4 à 5 μ de large, forment dans chaque cellule un peloton assez lâche ; ils passent d'une cellule à l'autre en s'étranglant. Les plus gros filaments portent de nombreuses ramifications. Ces portions d'hyphes sont vides et les parois en sont très minces, affaissées, aplaties et contournées en tous sens. Elles se terminent par de petits glomérules prenant fortement les couleurs d'aniline ; ce sont des sporangioles. Parfois isolés, parfois groupés en masses assez volumineuses, ceux-ci sont intriqués dans les replis des hyphes et le tout forme une masse assez indistincte dont la constitution ne peut se voir nettement que sur des coupes fines ou dans les cellules où l'endophyte n'a pas encore pris un grand développement.

Parfois au lieu de donner des sporangioles les hyphes se renflent en grosses vésicules, à parois épaisses et à contenu dense dans les parties jeunes du thalle, mais à parois minces et vides dans les parties plus âgées où commence la décomposition.

L'infection du thalle se produit nettement par les rhizoïdes. Golenkin (02) pense que dans les *Preissia* le filament quittant le thalle s'allonge dans un rhizoïde et sort au dehors ; de même Garjeanne (03) a vu dans certains cas les filaments quitter les cellules basales des poils rhizoïdes de *Calypogeia trichomanis* et s'étendre dans le poil lui-même en direction centrifuge. Je n'ai jamais vu rien de semblable dans les Hépatiques que j'ai examinées. Dans *Pellia epiphylla* on constate qu'un filament mycélien rencontrant un poil rhizoïde s'attache à sa surface extérieure, s'y renfle et s'y étale comme s'il éprouvait une certaine résistance au passage. Si le champignon passait de l'intérieur à l'extérieur c'est sur la surface interne du poil qu'on verrait le renflement. De plus en suivant le filament mycélien dans son parcours on constate qu'il se ramifie dès son arrivée dans les cellules du thalle et s'y étale, ce qui ne pourrait s'expliquer dans l'hypothèse d'un champignon poussant en direction centrifuge. Enfin on constate souvent que le filament qui a traversé la paroi d'un poil n'a pas encore atteint le thalle et présente sa pointe dans cette direction.

Il peut arriver qu'un filament ayant déjà pénétré dans un poil rhizoïde revienne en arrière et sorte du poil infesté, mais je n'ai vu le fait se produire que dans un poil mort dont la membrane déjà altérée n'offre aucune résistance au champignon ; dans ce cas d'ailleurs il n'y a aucun épaississement du filament au point de sortie.

Les filaments logés dans les poils de *Pellia* sont souvent uniques; ils sont alors assez gros (5 μ) et conservent la même épaisseur sur toute leur longueur. Mais ils peuvent se ramifier et dans ce cas les filaments parallèles ont chacun une épaisseur moindre ; quelques-uns même sont très fins (1 μ). Entre ces filaments allongés parallèlement dans le même poil il se fait souvent des anastomoses transversales. Enfin certains filaments donnent de place en place des renflements à contenu très dense, sortes de vésicules peu étendues qu'on peut assimiler aux chlamydospores qui se forment chez certaines Mucédinées poussant en culture étouffée.

Ajoutons enfin qu'on rencontre quelquefois dans certains poils rhizoïdes à côté des filaments mycéliens précédents d'autres végétaux tels que des Algues bleues et des Diatomées. Il s'agit évidemment de poils morts dans lesquels ces êtres ont pénétré par une ouverture accidentelle.

L'endophyte de *Fegatella conica*, signalé depuis longtemps déjà, reproduit les principales particularités de celui du *Pellia*. La région infestée forme immédiatement sous les chambres aérifères et parallèlement à la nervure médiane deux plages souvent confluentes en une seule. L'endophyte occupe l'intérieur des cellules qui d'ailleurs ne laissent entre elles aucun méat. Il y présente des filaments, enroulés en pelotons, allant d'une cellule à l'autre en utilisant les pores, où l'épaisseur moindre de la membrane rend leur passage plus facile. Ces filaments donnent naissance à des hyphes ramifiées, à parois minces, terminées par des sporangioles ; souvent ils portent des vésicules à leur extrémité.

L'infection se fait par les poils rhizoïdes de la même façon que dans les *Pellia*. Les filaments infestants sont surtout fréquents dans les poils sans prolongements internes ; ils s'y ramifient souvent, y donnent des renflements en chlamydospores et aussi forment parfois par cloisonnement répété une sorte de pseudo-parenchyme qui occupe toute la lumière du poil. Quand le filament mycélien a atteint la base du poil il traverse rapidement sans se pelotonner 3 ou 4 rangées de cellules et envahit la région où il va se développer abondamment. Il est à remarquer que dans *Fegatella* comme dans *Pellia* jamais l'endophyte ne pénètre dans des régions où se trouvent des cellules à chlorophylle, c'est-à-dire sur les bords amincis du thalle ou dans les poils ramifiés qui tapissent les cryptes aérifères.

Dans *Fegatella conica* l'endophyte pénètre quelquefois par une autre voie que par les poils rhizoïdes. Il n'est pas rare de voir un filament gagner les régions infestées en traversant directement l'épiderme inférieur aux points où il n'y a pas de rhizoïdes. Parfois même il s'insinue dans une des cellules des lamelles imbriquées de la face inférieure du thalle et y donne une vésicule qui occupe toute la cavité.

Prothalles de Lycopodes. — Les prothalles des Lycopodes vivent dans des conditions assez comparables à celles des thalles d'Hépatiques, et sont infestés comme eux. Je n'ai pu les étudier moi-même n'ayant pu me procurer les matériaux nécessaires mais les nombreuses figures publiées par Treub (84, 86, 88) Bruchmann (98), Lang (99) montrent nettement que l'endophyte qui habite ces organes a les mêmes caractères morphologiques et le même mode de vie que celui des Hépatiques. C'est aussi l'opinion de Golenkin (02), qui a été frappé de la ressemblance de l'endophyte des Lycopodes avec celui qu'il a étudié dans les Marchantiacées.

On peut donc considérer cet endophyte comme appartenant, au point de vue morphologique, au même type d'endophyte que celui des Hépatiques que nous pouvons caractériser ainsi : *endophyte uniquement intracellulaire*, donnant des *pelotons d'hyphes à ramifications terminées par des sporangioles ou des vésicules ; pénétration du champignon se faisant presque toujours par des poils rhizoïdes; localisation dans des plantes étalées à la surface du sol* (thalles d'Hépatiques, prothalles de Lycopodes ou tiges couchées de Jungermaniées).

§ 4. — Série des Orchidées.

Il me reste maintenant à décrire une autre catégorie d'endophytes à caractères bien différents et paraissant très distincts de tous ceux qui ont été vus jusqu'ici. Ce sont ceux des Orchidées. Ils sont de beaucoup les mieux connus au point de vue anatomique ; aussi je n'insisterai que fort peu sur leur description. Toutefois je tiens à faire remarquer que cette forme d'endophytes, qui constituera une nouvelle série à côté des précédentes, n'est pas uniquement limitée à la famille des Orchidées et qu'on la rencontre fort peu modifiée dans d'autres groupes. Ce sont ces cas peu connus que j'exposerai d'abord.

Tamus communis. — Parmi les Monocotylédones, le *Tamus com-*

munis, Dioscorée de nos pays, doit être rapproché des Orchidées. Les racines d'aspect charnu, comme dans les plantes de cette dernière famille, renferment assez fréquemment un endophyte qu'on reconnaît tout de suite comme bien différent des précédents. Le filament (Pl. II, fig. 26), dès le moment de sa pénétratien dans les cellules des premières assises, s'enroule en un peloton régulier rappelant assez exactement ceux qui se forment dans les Orchidées relativement peu infestées qui n'ont pas de tubercules, comme les *Epipactis*, les *Listera* et les *Cephalanthera*. Comme dans ces plantes il part du peloton un filament qui traverse normalement les parois des cellules voisines et va y former des pelotons semblables. Parfois il se forme une vésicule. De proche en proche l'infection gagne en largeur et en profondeur. Finalement dans les cellules profondes de l'écorce le filament envahissant, au lieu de donner un peloton, se résout en un grand nombre de ramifications très courtes qui s'agglomèrent en paquet. Dans son parcours le mycélium a gardé une épaisseur constante, ce n'est que lors de la ramification terminale qu'il réduit son diamètre brusquement. La masse de filaments enchevêtrés constituant le peloton, subit parfois une altération profonde et ressemble alors beaucoup aux « corps de dégénérescence » signalés dans un grand nombre d'Orchidées et étudiés avec beaucoup de soin par Magnus (00), dans ce qu'il appelle les « Verdauungszellen ». De même, les cellules renfermant des pelotons non dégénérés se rapprochent beaucoup des « Pilzwirthzellen » de cet auteur. Aussi, c'est à côté de celui des Orchidées qu'il convient de ranger l'endophyte du *Tamus*, bien qu'il rappelle encore ceux qui ont été étudiés jusqu'ici, par la présence de vésicules et de ramifications terminales assez semblables aux arbuscules.

Psilotum triquetrum. — Bien que cette Lycopodiacée ne soit pas une plante de nos pays je rapporterai ici quelques observations faites sur des exemplaires provenant du Muséum et qui me paraissent devoir faire rapporter cette plante au type Orchidée. Solms Laubach (84) a déjà montré que les bourgeons adventifs souterrains de cette plante sont infestés de très-bonne heure. L'aspect et la distribution de l'endophyte dans ces bourgeons ainsi que le mode particulier de leur évolution sont tout à fait comparables à ceux des jeunes plantules d'Orchidées issues de graines, décrites par N. Bernard.

L'analogie avec les endophytes d'Orchidées résulte aussi clairement de l'étude des plantes adultes, qui a déjà été faite par Janse (97) et par Shibata (02). Le rhizome souterrain, qui joue ici le rôle des racines absentes, s'infeste abondamment. Les cellules, de grande taille, sont en effet occupées pour la plupart par un filament assez gros (5 à 6 μ) qui se replie un grand nombre de fois sur lui-même et forme un peloton souvent très serré. Les plus internes de ces cellules, qui ne sont pas infestées, sont bourrées de grains d'amidon qui subsistent aussi parfois, mais peu abondants, au milieu des hyphes enroulées. Parmi les cellules infestées il en est de plusieurs sortes comme l'a déjà fait remarquer Shibata : les unes renferment un peloton serré d'hyphes enroulées et rappellent en tous points les « Pilzwirthzellen » des Orchidées ; d'autres présentent, au milieu de grosses hyphes faisant le tour de la cellule, une masse indistincte qui n'est autre chose qu'un des « corps de dégénérescence » qui caractérisent les « Verdauungszellen » de ces mêmes Orchidées ; je n'ai pu observer aucune régularité dans la distribution de ces deux sortes de cellules. Enfin, il y a une troisième catégorie de cellules où les hyphes assez rares se renflent en corps arrondis de grande taille (25 à 35 μ de diamètre) que Janse a déjà étudiés et qu'il rapporte avec doute aux vésicules. Ces formations, absentes dans les Orchidées et que Shibata considère comme semblables aux renflements locaux des hyphes des Mucédinées placées dans des conditions spéciales de culture, ressemblent beaucoup aux vésicules du *Paris* et permettent ainsi de rattacher aux types précédemment étudiés celui des Orchidées si différent à première vue.

ORCHIDÉES. — Les Orchidées sont de toutes les plantes à mycorhises endotrophes celles qui ont été le mieux étudiées jusqu'à présent, sans doute à cause de la facilité avec laquelle on met en évidence leurs endophytes et surtout parce qu'ils sont toujours présents et en grande quantité dans les racines. Les travaux de Wahrlich (86), W. Magnus (00), N. Bernard (02), pour ne citer que les principaux, ont fait connaître toutes les particularités de structure de ces endophytes singuliers. Aussi je n'insisterai pas sur les résultats identiques que m'a donné à mon tour l'étude de nombreuses Orchidées indigènes telles que *Neottia, Limodorum, Epipactis, Listera, Orchis Morio, O. mascula, O. laxiflora, Loroglossum hircinum*, etc.

On retrouve dans toutes ces plantes, avec des différences relatives aux dimensions de l'endophyte ou à la structure des racines, les principales particularités signalées par Magnus dans son beau travail sur le *Neottia*. Je me contenterai de résumer en quelques mots les caractères qui mettent à part ces endophytes. Ce sont : la *rareté des points de pénétration* ; la *vie toujours intracellulaire du champignon malgré la présence de méats ; l'existence de deux sortes de pelotons*, *les uns avec des hyphes à structure nette*, *souvent cloisonnées surtout à la périphérie des racines et qui ne subissent pas de transformation* (*Pilzwirthzellen*) ; *les autres renfermant une masse indistincte, le corps de dégénérescence* (*Verdauungszellen*). L'ensemble de ces caractères permet de faire de cet endophyte un type bien spécialisé.

J'ai déjà montré que le *Tamus* et le *Psilotum* s'en rapprochent par quelques-uns de leurs caractères. J'exposerai plus loin les raisons qui me font penser que cette série d'endophytes n'est pas entièrement isolée au milieu des autres par ses caractères d'apparence bien tranchée et qu'elle se rattache aux formes plus simples décrites précédemment.

CONCLUSIONS.

Nous venons de voir que les mycorhizes étudiées se groupent en 4 séries d'après des caractères que j'ai relevés sur un grand nombre d'exemples afin d'en bien montrer la généralité. Je rappellerai brièvement ces caractères :

1° SÉRIE DE L'ARUM MACULATUM : mycélium d'abord intracellulaire dans les assises de protection de la racine, puis intercellulaire et logé dans les méats ; arbuscules ou sporangioles généralement simples, terminaux, et sans localisation bien précise.

2° SÉRIE DU PARIS QUADRIFOLIA : mycélium toujours intracellulaire ; arbuscules ou sporangioles généralement composés, non terminaux et logés dans des assises déterminées de la racine.

3° SÉRIE DES HÉPATIQUES : mycélium toujours intracellulaire à arbuscules et à sporangioles sans localisation précise ; habite des organes étalés à la surface du sol, qui ne sont pas des racines.

4° SÉRIE DES ORCHIDÉES : mycélium toujours intracellulaire, prenant la forme de pelotons serrés qui tantôt restent inaltérés (Pilzwirthzellen), tantôt subissent une digestion plus ou moins complète (Verdauungszellen).

Cette classification est une classification des mycorhizes, c'est-à-dire des organes complexes formés par la réunion d'une racine et d'un champignon. Elle repose sur des caractères relatifs à la fois aux endophytes et aux plantes qui les abritent. On peut donc se demander si elle a pour les endophytes considérés en eux-mêmes une valeur taxonomique réelle. Y a-t-il autant de sortes de champignons que de séries de mycorhizes ou bien n'en existe-t-il qu'une seule qui prend des caractères morphologiques variés par adaptation aux conditions différentes que leur offre la vie dans les racines ? Ou bien encore les champignons les plus divers ne peuvent-ils pas devenir des endophytes et acquérir des caractères de convergence par adaptation à des conditions communes réalisées dans les racines ?

Entre ces différentes hypothèses il serait téméraire de se prononcer d'une façon catégorique en l'absence des organes de reproduction qu'on ne connaît pas encore dans les endophytes (1). Toutefois nous pouvons dès maintenant prévoir que ce ne sont pas les affinités naturelles des plantes d'une même série qui entraînent pour leurs endophytes l'unité de structure puisque chaque série, surtout les deux premières, renferme des plantes très diverses appartenant aux groupes les plus différents de la classification. De ce chef il semble bien résulter que l'influence de la nature des plantes sur le champignon n'est pas dominante et que la communauté des caractères invoquée pour la réunion des endophytes en série n'est pas un effet d'adaptation. *Dans chaque série les endophytes sont de même nature.*

Sont-ils différents d'une série à l'autre ? Les nombreux cas de passage que j'ai signalés indiquent une certaine parenté entre tous. Il est donc probable que les *endophytes forment dans leur ensemble un groupe assez homogène* dont les divisions secondaires correspondent aux séries distinguées dans ce chapitre.

---

(1) Il faut en excepter l'endophyte des Orchidées que N. Bernard (03, 04), a isolé récemment et qui paraît être commun à toutes ces plantes. C'est le seul exemple où la nature du champignon est connue avec certitude et il permet de penser que chaque série de mycorhizes, de même que celle des Orchidées, ne renferme qu'un petit nombre d'espèces très voisines d'endophytes, sinon une seule.

Ces conclusions, quelque peu théoriques, ont besoin d'une confirmation plus précise. Nous la trouverons dans le chapitre II où l'étude détaillée des endophytes nous montrera qu'ils ont bien réellement des caractères communs dont quelques-uns, sinon tous, sont indépendants de toute adaptation. Dans le chapitre III, l'examen des actions réciproques du champignon et de la racine montrera également que les caractères différentiels des séries n'ont pas de relation immédiate avec le genre de vie des endophytes, et ainsi sera établie la légitimité de cette conclusion que nous pouvons énoncer dès maintenant :

Les champignons endotrophes appartiennent à un même groupe dont les subdivisions correspondent aux différentes séries de mycorhizes.

(A suivre).

REVUE DES TRAVAUX
DE TÉRATOLOGIE VÉGÉTALE
PARUS DE 1895 à 1899

La Revue de Tératologie publiée en 1898 dans ce Périodique relatait les principaux travaux parus pendant les années 1892, 1893 et 1894.

La nouvelle Revue que nous commençons aujourd'hui sera consacrée aux Mémoires parus de 1895 à 1899. Mais ces travaux sont si nombreux que les plus importants seuls pourront être analysés avec quelques détails. Ceux qui se rapportent aux Cryptogames (champignons, algues, mousses, cryptogames vasculaires) seront examinés en premier lieu. Viendront ensuite ceux qui contiennent les cas tératologiques relatifs aux différents organes des Phanérogames (racine, tige, fruit, graine). Enfin, la Revue se terminera par les recherches si intéressantes et si curieuses concernant la culture des monstruosités, la variation et les courbes de variation.

I. — GÉNÉRALITÉS.

La publication de l'ouvrâge bien connu de M. Masters *(Vegetable Teratology)* et l'arrangement méthodique des deux volumes récemment parus de la Tératologie de M. Penzig *(Planzen-Teratologie)* ont inspiré quelques remarques à M. de Candolle (1). Cet auteur distingue d'abord les monstruosités qui présentent des structures dont il n'existe pas d'exemple analogue chez les plantes à l'état normal : ce sont les *monstruosités ataxinomiques*, parmi lesquelles la fasciation, la torsion forcée des axes végétatifs, la chloranthie, la prolification du réceptacle floral en axes feuillés ou florifères, etc. Ces monstruosités se différencient complètement par leurs caractères morphologiques des espèces végétales actuelles et l'Auteur pense qu'elles n'ont dû jouer aucun rôle dans l'évolution passée.

Les *monstruosités taxinomiques*, opposées aux précédentes, sont celles qui correspondent à des déviations analogues aux différences spécifiques ; elles se prêtent seules à des comparaisons avec les caractères spécifiques. Citons : la concrescence des gaines de feuilles, habituellement opposées ou verticillées, qui s'observe à l'état normal chez les *Dipsacus* ; la transformation des feuilles ou des folioles en ascidies, etc. — Les monstruosités taxinomiques sont de deux sortes : *progressives*, quand elles résultent de la formation d'un tissu ne prenant pas naissance à l'état normal ou de l'excès d'accroissement d'un tissu habituellement moins développé ; *régressives*, quand elles proviennent de l'avortement complet ou de l'arrêt de développement de tissus existant à l'état normal.

---

(1) C. de Candolle : *Remarques sur la tératologie végétale* (Arch. Sci. Phys., Genève, (4) t. 3, 1897, p. 197-208).

Toutes les monstruosités taxinomiques ne sont pas également communes et les plus répandues sont la pélorie régressive et la chorise d'organes floraux ; enfin, il est intéressant de constater qu'il n'a pas encore été signalé de monstruosités se rapportant à certains détails de structure très importants pour la classification, comme par exemple la formation accidentelle de disque entourant l'ovaire des fleurs qui en sont normalement dépourvues.

L'Auteur conclut en disant que « si les variations tératologiques des organes floraux ont joué un rôle dans l'évolution passée, celles qui ont conduit aux formes compliquées actuelles sont aujourd'hui les plus rares, tandis que les monstruosités actuellement les plus communes indiquent, chez les plantes phanéroganes du moins, une tendance à la simplicité primitive des formes. Par conséquent, si les monstruosités taxinomiques progressives de la fleur n'avaient pas été autrefois plus fréquentes et surtout plus variées qu'elles ne le sont aujourd'hui, elles auraient été impuissantes à produire, par le seul effet de la sélection naturelle, l'évolution qui est censée avoir abouti aux plus compliquées des structures florales de notre temps ».

Dans la première partie de son très joli volume consacré à l'Organographie des plantes et dans quelques autres Mémoires, M. Gœbel (1) a fait remarquer qu'il n'était pas possible de définir avec exactitude une malformation puisqu'on peut trouver tous les intermédiaires entre la malformation et la variation ; avec Darwin, il considère donc la malformation comme toute modification de structure pouvant être nuisible ou même utile. — M. Gœbel divise les malformations en deux groupes : celles qui sont dues à des causes *internes* (ou héréditaires) que nous ignorons, comme par exemple le dédoublement des fleurs, les cas de pélorie et de fasciation, et celles qui ont une cause *externe*. Pour l'Auteur, la cause de toutes ces modifications résiderait dans la nutrition.

Les idées générales sur la régénération des points végétatifs détruits, sur la formation de nouveaux organes et sur les phénomènes de cicatrisation sont bien exposées dans le quatrième chapitre de l'Organographie de M. Gœbel.

(1) K. Gœbel : *Organographie der Pflanzen, etc.* (Iéna, 1898, Erster Theil, p. 35-52, 152-175). — *Teratology in modern Botany* (Sci. Progress, London, (2) t. 1, 1897, p. 84-100).

On sait depuis longtemps que l'activité des cellules végétales peut être stimulée par les blessures : l'intensité de la respiration augmente et les mouvements du protoplasma sont grandement accélérés. M. Richards (1), dans un intéressant article sur la Fièvre chez les plantes, a recherché si ces modifications ne correspondaient pas à une élévation de température. Une aiguille thermoélectrique introduite dans le fond de la lésion lui a permis de constater une différence maximum de 0°4 pour les tubercules de pommes de terre blessés expérimentalement ; cette différence maximum était atteinte 24 heures après la blessure. D'après l'Auteur l'élévation de température qui suit le traumatisme peut être considérée comme une véritable réaction fiévreuse.

II. — TÉRATOLOGIE DES CHAMPIGNONS.

Les mémoires parus pendant la période qui nous occupe sont assez nombreux ; ils font mention surtout de faits isolés concernant les Agaricinées.

Champignons polycéphales. — La production de chapeaux secondaires au sommet d'un stipe, qui a été privé de son chapeau primitif par un accident, est un fait bien connu des mycologues. M. Boudier (2), signale un stipe de 3,5 centimètres de diamètre et de 7 centimètres de longueur, ayant appartenu à un exemplaire de grande taille de *Ganoderma lucidum*, et qui a développé au-dessus de la blessure un chapeau normal de cinq centimètres de longueur ainsi que deux petits tubercules, ébauches d'autres chapeaux. L'Auteur compare cette formation de chapeaux secondaires à celle des branches ou des bourgeons qui se développent au sommet d'une plante dont on a détruit l'extrémité. M. Boudier remarque, en outre, que la production de nouveaux chapeaux est, en général, d'autant plus fréquente que les tissus des espèces sur lesquelles on les remarque sont plus coriaces ou ligneux, comme les Polypores.

Sur la même espèce de Champignon, M. Van Bembeke, avait déjà décrit en 1885 une monstruosité intéressante qui consiste dans la superposition de deux individus, l'individu supérieur étant réduit à un pédicule portant latéralement un chapeau atrophié.

On peut rapprocher de ces deux cas l'exemplaire de *Lentinus* rapporté du Congo par M. de Seynes (3) et dont le pédicelle brisé portait cinq chapeaux bien développés.

---

(1) H. M. Richards : *The Evolution of Heat by Wounded Plants* (Ann. Bot., Oxford, t. 11, 1897, p. 29-63, 2 fig.).

(2) E. Boudier : *Notes sur un cas de formation de Chapeaux secondaires sur un pédicule de* Ganoderma lucidum (Paris, Bul. soc. myco., t. 15, 1899, p. 310-311).

(3) J. de Seynes : *Monstruosité d'un* Lentinus (Paris, Bul. soc. myco., t. 13, 1897, p. 188).

Parfois, le nombre des chapeaux surnuméraires peut être considérable. MM. **Magnus** et **Ludwig** (1) citent le cas d'un *Hydnum repandum* (var. *polycephalum*), en forme de massue, portant sur sa face supérieure convexe un grand nombre de petits chapeaux d'*Hydnum* dont l'hyménium ne possédait que très peu de pointes.

M. **Voglino** (2), dans ses Recherches sur la formation de quelques monstruosités parmi les Agaricinées, signale d'autres exemples de bourgeonnement à la partie supérieure du chapeau (*Clytocybe laccata*, *Russula rubra*) ou sur le pédicelle (*Marasmius oreades* et *Mycena pura*); il relate en outre des cas très intéressants de bourgeonnement interne présenté par *Clytocybe odora*, *Lactarius deliciosus* et *Agaricus campestris*.

Concrescences et bifurcations. — Les concrescences sont fréquentes chez les Champignons. M. **Voglino**, dans le mémoire cité plus haut, énumère différents cas de soudure entre deux ou plusieurs individus de la même espèce, deux ou plusieurs individus d'espèces différentes, mais appartenant au même genre.

De son côté, M. **Rolland** (3) a signalé et figuré un échantillon de *Phallus impudicus* de trente centimètres de hauteur dont le pied se bifurquait par deux courtes branches; au sommet de chacune des branches se trouvaient deux plateaux en forme de 8, indiquant une certaine tendance à la formation de quatre branches.

Modifications présentées par le mycélium et l'appareil sporifère. — L'extraordinaire plasticité des Champignons leur permet des variations de forme dans des limites très étendues sans perdre complètement leurs caractères spécifiques. M. **Acloque** (4) a décrit un exemplaire d'*Agaricus fascicularis* dont le pied, normal à la base, se continuait par une colonne épaisse munie de rainures; cette colonne était surmontée par un bouquet de larges lames hyméniales plissées et ridées. Un autre Agaric déformé, l'*A. velutipes*, possédait un pied divisé en sept parties assez grêles, chacune d'elles étant terminée par un chapeau atrophié en forme de peigne.

M. **Arcangeli** (5) a rencontré et figuré une curieuse monstruosité d'un exemplaire de *Lentinus tigrinus* dont le mycélium formait une plaque épaisse, irrégulière, d'aspect coralloïde. La région externe de ce mycélium rhizomorphique est formée d'un tissu compact qui rappelle celui des sclérotes, tandis que la région interne est plus lâche et contient des cristaux d'oxalate de calcium plus ou moins agglomérés. De place en place, le mycélium portait plusieurs renflements allongés et dressés, assez semblables à l'extérieur aux massues sporifères des Clavaires, mais à structure interne bien différente.

---

(1) P. Magnus et F. Ludwig : Berlin, Verh. bot. Ver., t. 39, 1896, p. 19-22.

(2) P. Voglino : *Ricerche intorno alla formazione di alcune mostruosità degli Agaricini* (Torino, Atti Acc. sci., t. 30, 1897, p. 97-108, 1 pl.).

(3) L. Rolland : *Note sur un cas de Tératologie du* Phallus impudicus *et la comestibilité de cette espèce* (Paris, Bul. soc. myco., t. 15, 1899, p. 79-81, pl. V).

(4) A. Acloque : *Plasticité des Champignons* (Nature, Paris, t. 27, 1899, p. 347, 2 fig.).

(5) G. Arcangeli : *Sopra una mostruosità del* Lentinus tigrinus (Nuovo Giorn. bot. ital., Firenze, (2) t. 2, 1895, p. 57-62, pl. I).

Enfin, M. Géneau de Lamarlière (1) signale une anomalie de l'hyménium d'un *Dædalea quercina* dont les chapeaux, situés sur un madrier qui avait été retourné, s'étaient mis à produire des lames sur leur face primitivement supérieure et devenue inférieure par suite de l'inversion du substratum.

Modifications dans les inclusions. — D'ordinaires, les cristaux contenus dans les Champignons sont isolés et cristalisés en octaèdres. M Plowright (2), a recueilli, à l'autonme, dans une lande près de King's Lym, un pied de *Clytocybe cyathiformis* dont les lames présentaient une coloration noirâtre due à la présence d'une multitude de petites concrétions arrondies d'oxalate de calcium enfermées dans les tissus. L'Auteur attribue ce fait exceptionnel à ce que le dépôt d'oxalate s'est opéré en présence de matières colloïdales et il en compare l'origine à celle des calculs vésicaux.

Autres modifications. — Parfois les modifications d'ordre tératologique permettent de reconnaître la parenté plus ou moins grande qui existe entre les différents genres. M. Godfrin (3) a rencontré, aux environs de Nancy, de nombreux individus anormaux d'*Hydnum repandum* présentant une couronne de palettes de 12 à 15 millimètres de longueur, insérées à la face inférieure du Champignon par une base étroite. Ces palettes sont terminées par une lame large et dentelée dont la surface porte un hyménium normal ; elles résultent donc de la concrescence d'aiguillons soudés dans toute leur étendue et l'Auteur les tient pour homologues, aux dimensions près, de celles qui existent à l'état normal dans le *Sistotrema confluens*. Ce fait tératologique affirme ainsi la parenté bien connue du genre *Hydnum* avec le genre *Sistotrema*; il permet aussi de conclure que le second genre est plus évolué que le premier.

Un phénomène du même ordre est souvent présenté par le Champignon de couche dont la face hyméniale devient alors semblable à celle des Polypores et des Bolets. C'est ce que M. **Patouillard** (1) décrit dans une courte note. Le superbe dessin qui accompagne le texte montre comment les lames du *Psalliota*, minces comme à l'ordinaire, mais beaucoup plus étroites, émettent latéralement des lamellules qui s'anastomosent et délimitent des alvéoles allongés, distribués en séries radiales ; l'hyménium est peu modifié : il possède des basides et des spores normales. M. Patouillard rappelle que les anciens genres *Pterophyllus* et *Rhacophyllus* ont été créés autrefois pour des *Pleurotus* et des *Coprinus* dans lesquels les lames portaient des appendices, semblables à ceux décrits dans son mémoire.

---

(1) L. Géneau de Lamarlière : *Sur quelques cas tératologiques observés aux environs de Reims* (Reims, Bul. soc. sci. nat., t. 5, 1896, p. 66).

(2) Ch. B. Plowright : *Sur le dépôt d'oxalate de chaux dans les lames d'un Agaric* (Paris, Bul. soc. myco., t. 14, 1898, p. 13-15).

(3) J. Godfrin: *Sur une anomalie hyméniale de l'*Hydnum repandum (Revue myco., Toulouse, t. 17, 1895, p. 182-184).

M. **Jacobasch** (2) cite un Bolet (le *Boletus cantharelloides)* possédant bien un hyménium formé de tubes, mais sa taille et sa couleur étaient tout à fait celles du *Cantharellus cibarius* ; l'Auteur avait à première vue pris l'exemplaire en question pour une Chanterelle dans laquelle les lames se seraient soudées en un réseau à mailles arrondies.

Une autre modification analogue à été fournie à Jacobasch par plusieurs pieds d'*Agaricus deliciosus* ayant l'aspect de Bolets : les lames de ces Agarics étaient soudées les unes aux autres, fort peu saillantes, simplement ridées et garnies d'un fin pointillé qui simulait les orifices des tubes sporifères.

Signalons encore l'échantillon anormal de Polypore écailleux recueilli et figuré par M. **Brunnthaler** (3).

Tératologie expérimentale. — La régénération des gros Champignons se fait d'une façon très variable. M. **Massart** (4), expérimentant avec l'*Hypholoma fasciculare* à tous les états de développement, n'a jamais constaté la régénération de la surface supérieure du chapeau, de la couche hyméniale ou de la surface du stipe. Par contre, les Hyménomycètes à chapeau persistant *(Trametes gibbosus, Polyporus versicolor*, etc...) ont toujours réagi de même : la surface normale se régénère aux dépens des filaments mis à nu qui se ramifient abondamment et donnent de nouvelles hyphes dirigées perpendiculairement à la surface de section. Lorsque la blessure est faite à un chapeau en voie de croissance, la réaction s'accomplit très vite.

Parmi les Gastromycètes, le *Scleroderma vulgare* présente souvent de larges fentes béantes limitées par des tissus qui restent stériles ; il en est de même pour les galeries creusées par des larves d'Insectes. Le

---

(1) N. Patouillard : *Note sur une déformation polyporoïde du Champignon de couche* (Paris, Bul. soc. myco., t. 14, p. 46-47, pl. VI).

(2) E. Jacobasch : *Mykologische Mittheilungen aus der Flora von Iena* (Weimar, Mitt. bot. Ver., 1899).

(3) J. Brunnthaler : *Ueber eine monströse Wuchsform von* Polyporus squamosus *Huds.* (Wien, Verh. zool. bot. Ges., t. 46, 1896, p. 435-437, 1 fig.).

(4) J. Massart : *La cicatrisation chez les végétaux* (Bruxelles, Mém. Acad. roy., t. 57, 1898, 68 p., 57 fig.).

Peziza vesiculosa montre également, sur les lèvres des plaies faites à l'hyménium, une couche stérile formée de filaments nés des hyphes sous-jacentes. Enfin, d'après le même Auteur, les sclérotes de *Polyporus umbellatus* et de *Ganoderma lucidum* se cicatrisent à la suite d'un traumatisme.

Des expériences fort intéressantes de tératologie expérimentale ont été effectuées par Miss Townsend (1) sur les filaments sporangifères d'un *Phycomyces*: en sectionnant ces filaments, on retarde leur croissance sans l'arrêter tout à fait car elle reprend une heure après environ.

III. — TÉRATOLOGIE DES ALGUES ET DES LICHENS.

Les processus de cicatrisation et de régénération qui font suite à la destruction du point végétatif sont confondus chez les Thallophytes contrairement à ce qui arrive pour les plantes supérieures.

Algues filamenteuses. — M. Massart (2) n'a pas observé de véritable cicatrisation chez les Algues non ramifiées. Chez les *Algues à rameaux filamenteux libres* (*Cladophora*, *Ectocarpus*, etc.), *la cellule lésée meurt et la cellule sous-jacente émet un rameau régénérateur latéral.*

Pour M. de Wildeman (3) cette règle n'est pas générale. L'étude qu'il a faite du *Cephaleuros Trentepohlia-aurea* var. *polycarpa* lui a montré une polifération directe dans l'axe du filament à travers la cellule morte, la cellule sous-jacente à cette dernière se développant comme si cette cellule n'existait pas. L'Auteur a été ainsi conduit à formuler la loi suivante : *la cellule lésée meurt, les cellules voisines peuvent proliférer en donnant naissance, soit à des cellules qui remplacent complètement les portions mortes, soit à des ramifications latérales qui arrêtent la croissance directe du filament.*

Le phénomène de prolification axiale avait été constaté antérieurement par M. Giard (4) sur les filaments du *Griffithsia setacea.*

Pour les *Algues à filaments juxtaposés en lames continues,* M. Massart, dans le travail cité plus haut, étudie et figure la réparation du thalle de *Phycopeltis Treubi* : les rameaux restés intacts continuent à croître, les filaments lésés arrêtent leur croissance et seules les cellules distales accusent tout au plus un léger bombement de leur cloison terminale. L'Auteur formule alors la loi suivante : *le filament dont la cellule terminale est morte cesse de s'allonger ; les filaments voisins s'accroissent et se ramifient davantage. Le rameau lésé ne réagit plus, mais l'excitation se transmet aux rameaux les plus proches.*

---

(1) A. Townsend : *The Correlation of Growth under the Influence of Injuries* (Ann. Bot., Oxford, t. 11, 1897, p. 509-532).

(2) J. Massart : *La cicatrisation chez les Végétaux* (Bruxelles, Mém. Acad. roy., t. 57, 1898, 68 p., 57 fig.).

(3) E. de Wildeman : *Sur la réparation chez quelques Algues* (Bruxelles, Mém. Acad. roy., t. 58, 1899, 19 p.).

(4) A. Giard : *Y a-t-il antagonisme entre la greffe et la régénération ?* (Paris, C.-R. soc. biol., (10), t. 3, 1896, p. 180-184).

Sur la même espèce, M. de Wildeman constate que la cellule sous-jacente aux cellules lésées peut directement proliférer ; il n'est donc pas possible d'admettre comme générale la seconde loi proposée par M. Massart. La règle donnée plus haut par M. de Wildeman convient encore ici et les deux lois de M. Massart peuvent être remplacées par celle-ci, plus générale : *Toutes les cellules des algues filamenteuses sont capables, après blessure et mort d'une de leurs voisines, de donner naissance à des cellules et de régénérer, par suite, les portions détruites du thalle.*

Algues à thalle massif. — M. Massart a étudié la cicatrisation dans un grand nombre de Floridées et de Phéophycées qu'il répartit en deux groupes. Le premier comprend des Floridées à thalle peu complexe (*Delesseria*, *Polysiphonia*, *Ceramium*), qui cicatrisent leurs plaies sans y produire de points végétatifs ; le second est composé d'Algues dont le thalle est formé de plusieurs assises cellulaires (*Plocamium*, *Rhodymenia*, *Laminaria*) : leur cicatrisation est accompagnée d'ordinaire de l'apparition de nouvelles initiales. M. Massart conclut : *les cellules profondes mises à nu se multiplient ; les cellules-filles prennent tous les caractères de cellules superficielles normales.*

Signalons enfin, pour terminer la Revue des Algues, le mémoire de M. Küster (1), puis le travail de M. Brand (2) sur la régénération du *Lemanea fluviatilis* ; dans ce dernier cas, la régénération est possible parce que certaines cellules conservent leur vitalité quand l'Algue se dessèche.

Tératologie des Lichens. — Sur quelques Lichens homéomères de Java, M. Massart (3) a vu des filaments atteints par le traumatisme régénérer sur la plaie une couche pseudoparenchymateuse analogue à celle qui limite le reste du thalle.

Chez les Lichens hétéromères, la plante doit non seulement régénérer une couche corticale, mais encore regarnir de cellules vertes la surface mise à nu si la lésion entame la couche médullaire.

---

(1) E. Küster : *Ueber Vernarbungs- und Prolificationserscheinungen bei Meeresalgen* (Flora, Marburg, t. 86, 1899, p. 143-160, 6 fig.).

(2) F. Brand : *Fortpflanzung und Regeneration von* Lemanea fluviatilis (Berlin, Ber. D. bot. Ges., t. 14, 1896, p. 185-194).

(3) J. Massart : *La cicatrisation chez les Végétaux* (Bruxelles, Mém. Acad. roy., t. 57, 1898, 68 p., 57 fig.)

IV. — TÉRATOLOGIE DES MUSCINÉES.

La Tératologie expérimentale des Muscinées a donné lieu à un très petit nombre de mémoires. Les Muscinées présentent des réactions cicatricielles peu accentuées ; parfois même, ainsi que l'a constaté M. Massart (1), les cellules ne réagissent nullement lorsqu'elles sont mises à nu par traumatisme (par exemple, chez les Marchantiacées : *Marchantia polymorpha* et *Fegatella conica*). Les feuilles et les tiges de la plupart des Jungermanniacées et des Anthocérotacées montrent simplement, dans les cellules voisines de la blessure, des parois un peu arrondies (*Plagiochila opposita*, *Metzgeriopsis pusilla*, *Zoopsis argentata*, etc.).

Des expériences faites au moyen d'un fragment de feuille de *Funaria hygrometrica* cultivé sur silice gélatineuse en atmosphère humide, ont décelé au bout de six jours des surfaces arrondies parmi les cellules voisines de la section. De plus, certaines cellules, plus ou moins proches de la plaie, sont capables de s'allonger en filaments protonémiques et sur ceux-ci des tiges feuillées se développent. La formation du protonéma est indépendante du processus cicatriciel puisque les filaments procèdent aussi bien des cellules éloignées de la plaie que de celles qui l'avoisinent.

Les Sphaignes présentent des faits analogues et M. Gœbel (2) a montré qu'un petit morceau de tige fournit parfois de jeunes individus. Cet Auteur a observé en outre que des échantillons de *Metzgeria furcata*, très affaiblis par une nutrition défectueuse, pouvaient donner naissance à des filaments cellulaires puis à des lames cellulaires qui aboutissent à la formation d'un thalle ; la plante adulte retourne ainsi à la forme infantile.

M. de Forest-Heald (3) a étudié la régénération dans un grand nombre de Mousses : celle-ci peut produire soit un protonéma, soit des rhizoïdes et ces derniers montrent même, quand on les fait se développer à la lumière, des passages au protonéma. On est ainsi amené à considérer le protonéma, les rhizoïdes et la tige feuillée des Mousses comme trois manifestations morphologiques d'un seul et même organe adapté à des conditions de vie différentes, mais fondamentalement homologues.

---

(1) J. Massart : *La cicatrisation chez les Végétaux* (Bruxelles, Mém. Acad. roy., t. 57, 1898, 68 p., 57 fig.).

(2) K. Gœbel : *Ueber die Einwirkung des Lichtes auf die Gestaltung der Kakteen und anderer Pflanzen* (Flora, Marburg, t. 80, 1895, p. 96-116, 5 fig.). — *Archegoniatenstudien, VIII, Rückschlagsbildungen und Sprossung bei* Metzgeria (Id, t. 85, 1898, p. 69-74, 5 fig.).

(3) F. de Forest-Heald : *A Study of Regeneration as exhibited by Mosses* (Bot. Gaz..., Chicago, Ill., Univ. Chic., t. 26, 1898, p. 169-210, 2 pl.).

C'est à des conclusions analogues que M. Correns (1) arrive : dans un grand nombre de Mousses, il a vu certaines cellules de la tige feuillée et de la feuille, appelées *nématogones*, donner naissance à des filaments protonémiques ou à des rhizoïdes. Ces nématogones sont placés de façon différente dans les diverses espèces : au sommet des feuilles chez l'*Hypnum stramineum*, à la face supérieure du limbe et entre les lames chlorophylliennes chez le *Polytrichum formosum*, sur la nervure médiane chez le *Mnium undulatum*. Dans beaucoup de cas il suffit de couper une tige pour voir se produire des filaments protonémiques au voisinage de la section. Les tiges et les feuilles des Mousses peuvent donc donner naissance soit à un protonéma secondaire, soit à des rhizoïdes qui en sont les équivalents.

Enfin, Miss Townsend (2) signale un exemplaire anormal de *Preissia commutata* (Marchantiacée) dont le prothalle était hermaphrodite au lieu d'être unisexué.

V. — TÉRATOLOGIE DES CRYPTOGAMES VASCULAIRES.

Filicinées. — Les phénomènes de partition des Fougères ont soulevé autrefois de nombreuses discussions. Après avoir conclu, en 1889, « au caractère purement accidentel, externe et passager de la cause qui s'abat..... sur des individus d'espèces différentes frappés au simple hasard des contiguïtés », M. Guébhard (3) affirme de nouveau ses idées en 1895 par des faits tirés de la tératologie d'une espèce de *Lippia* (Verbénacée), dont les feuilles sont dévorées au printemps par une chenille et qui deviennent nettement bipartites. L'Auteur attribue de même les partitions de la feuille des Fougères à l'action traumatique des parasites animaux ou végétaux ou à d'autres agents similaires extérieurs.

A cette hypothèse, M. Olivier (4) oppose le fait de la répétition annuelle de la monstruosité, depuis plus de vingt années, sur des Scolopendres vivant dans un puits. Pour M. Gillot (5), l'action trauma-

---

(1) C. Correns : *Ueber die Vermehrung der Laubmoose durch Blatt- und Sprossstecklinge* (Berlin, Ber. D. bot. Ges., t. 16, 1898, p. 22-27, 1 fig.).

(2) A. Townsend : *An hermophrodite gametophore in* Preissia commutata (Bot. Gaz., Chicago, Ill., Univ. Chic., t. 28, 1899, p. 360-362, 1 fig.).

(3) A. Guébhard : *Sur les partitions anomales des Fougères* (Paris, C.-R. Acad. sci., t. 120, 1895, p. 517-518, 1131-1133).

(4) E. Olivier : *Sur les frondes anormales des Fougères* (Paris, C.-R. Acad. sci., t. 120, 1895, p. 693-694).

(5) X. Gillot : *Anomalie de la Fougère commune* : Pteris aquilina *L. var.* cristata (Paris, Bul. Soc. bot., t. 45, 1898, p. 465-467).

tique est inadmisible. Il a en effet rencontré dans le département de Saône-et-Loire une station de *Pteris aquilina* anormal : la fougère est de belle venue, un peu moins élevée cependant que les pieds sains ; ses frondes sont régulières, mais chacun des segments, divisé une ou plusieurs fois, possède un limbe élargi et ondulé en forme de crêtes élégantes (d'où le nom de *cristata* proposé pour désigner cette variété tératologique). Or, la partition des segments de *Pteris aquilina* se reproduit sur tous les segments du même pied et sur les nombreux pieds voisins. On peut donc se demander si tous les individus constituant la touffe anormale ne proviennent pas d'un pied primitif et unique à rhizome ramifié ; ainsi se serait effectuée la propagation de cette anomalie purement fortuite, liée sans doute à une modification des cellules apicales et dont la cause première échappe. M. Gillot termine son intéressant article en pensant qu'il ne serait pas impossible que cette Fougère anormale se reproduisît également de spores, à l'instar des monstruosités héréditaires qui ont été maintes fois signalées chez les Phanérogames et dont nous parlerons plus loin.

Dans un premier travail sur des Fougères indigènes, M. GEISENHEYNER (1) signale de nombreux exemples de partition des frondes et conclut au caractère héréditaire de cette anomalie ; une belle planche complète la description. Dans un second mémoire, le même Auteur figure une fronde de *Polypodium vulgare* munie de dents nombreuses, larges et ondulées.

Quelques travaux descriptifs concernant des Fougères anormales sont encore à signaler rapidement, vu leur faible importance. M. BOULLU (2) décrit une Scolopendre dont la fronde est munie de sores sur les deux faces ; M. GABELLI (3) signale quelques Fougères récoltées dans les Alpes Maritimes et rappelle les travaux de Guébhard ainsi que les théories phyllotaxiques de Delpino.

---

(1) L. Geisenheyner : *Einige Beobachtungen an einheimischen Farnen* (Berlin, Ber. D. bot. Ges., t. 16, 1898, General-Vers., p. 64-72, pl. XII). — *Eine eigenartige Monstrosität von* Polypodium vulgare *L.* (Id, t. 14, 1896, General-Vers, p. 72-75, 1 fig.).

(2) Boullu : Lyon, Ann. soc. bot., t. 20, 1895, p. 57-58

(3) L. Gabelli : *Sulla causa degli sdoppiamenti fogliari* (Malpighia, Genova, t. 10, 1896, p. 67-71).

(A suivre). C. HOUARD.

430 — Lille, imp. LE BIGOT Frères. Le Gérant, Th. CLERQUIN.

MODE DE PUBLICATION & CONDITIONS D'ABONNEMENT

La **Revue générale de Botanique** paraît le 15 de chaque mois et chaque livraison est composée de 32 à 48 pages avec planches et figures dans le texte.

Le prix annuel (payable d'avance) est de :

20 fr. pour Paris, les Départements et l'Algérie.
22 fr. 50 pour l'Étranger.

Aucune livraison n'est vendue séparément.

Adresser les demandes d'abonnements, mandats, etc., à M. l'Administrateur de la LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT, 1, rue Dante, à Paris.

Adresser tout ce qui concerne la rédaction à M. Gaston BONNIER, professeur à la Sorbonne, 15, rue de l'Estrapade, Paris.

Il sera rendu compte dans les revues spéciales *des ouvrages, mémoires ou notes dont un exemplaire aura été adressé au Directeur de la Revue générale de Botanique. De plus l'ouvrage envoyé sera annoncé immédiatement sur la couverture.*

Les auteurs des travaux insérés dans la *Revue générale de Botanique* ont droit gratuitement à vingt-cinq exemplaires en tirage à part.

RÉCENTES PUBLICATIONS BOTANIQUES

O. Ames : *A contribution to our knowledge of the Orchid flora of Southern Florida.* Chicago, 1904.

— *Spiranthes neglecta, S. Grayi.* Boston, 1904.

Eaton : *Notes on Botrychium tenebrosum. — New varieties of Isoetes.* Boston, 1903.

Leavitt : *Reversionary stages in Drosera intermedia.* Boston, 1903.

Vidal : *L'influence du climat méditerranéen sur la forme et la structure des plantes, d'après les travaux récents.* Grenoble, 1903.

Massart : *Les conditions d'existence des arbres dans les dunes littorales.* Bruxelles, 1904.

— *Notice sur les collections éthologiques.* Bruxelles, 1904.

Hochreutiner : *Le Sud Oranais. Etudes floristiques et phytogéographiques.* Genève, 1904.

A. Burgerstein : *Die Transpiration der Pflanzen.* Iena, Fischer, 1904. 7 m. 50

C.-K. Schneider : *Handbuch der Laubholzkunde.* Erste Lieferung. Iena, Fischer, 1904. 4 m.

Gaidukor : *Die Farbe der Algen und des Wassers* (Hedwigia, Bd. XLIII).

— *Uber den einflus Farbigen Lichts auf die Färbung der Oscillarien.* Saint-Pétersbourg, 1904.

Istvanffi : *Deux nouveaux ravageurs de la Vigne en Hongrie (L'Ithyphallus impudicus et le Cœpophagus echinopus).* Budapest, 1904.

Overton : *Uber Parthenogenesis bei Thalictrum purpurascens*. Berlin, 1904.

Yendo : *A Study of the Genicula of Corallinæ*. Tokyo, 1904.

Watterson : *The effect of chemical irritation on the respiration of Fungi*. New-York, 1904.

Engler : *Uber die Vegetationsverhältnisse der Somalilandes*. Berlin, 1904.

— *Polymorphe Pflanzentypen der nördlich gemässigten Zone*. Berlin, 1904.

Boodle : *The Structure of the Leaves of the Bracken (Pteris aquilina) in relation to Environment* (Linnean Society's Journal, XXXV).

— *On the Occurrence of Secondary Xylem in Psilotum* (Ann. of Botany, 1904).

H.-M. Ward : *Trees. Handbook of Forest-Botany. Vol. I. Buds and Twigs*. Cambridge, 1904.

B.-E. Livingston : *Further notes on the physiology of polymorphism in green Algae*. Chicago, 1901.

— *The effect of the osmotic pressure of the medium upon the growth and reproduction of organisms*. Chicago, 1903.

Buscalioni : *Sulla cauliflоria* (Malpighia, Vol. XVIII).

Foussat : *Éthérisation et chloroformisation des plantes*. Paris, 1904.

Rosenberg : *Uber die reduktionsteilung in Drosera*. Stockholm, 1904.

Salmon : *On Erysiphe Graminis DC. and its adaptive parasitism within the genus Bromus*. Berlin, 1904.

— *On specialization of parasitism the Erysiphaceae* (The New Phytologist, 1904).

Darbishire : *Observations on Mamillaria elongata* (Ann. of Botany, 1904).

Linsbauer : *Orientierende Versuche über das Zustandekommen der Lichtlage monokotyler Blätter*. Wien, 1904.

J.-W. Moll : *Die mutationstheorie*. Leipzig, 1904.

Boutygues : *La culture du Tabac et la Nielle*. Bordeaux, 1904.

Verschaffelt : *Une réaction permettant de déceler l'indol dans les parfums des fleurs* (Rec. des trav. bot. Néerl., N° 1).

Tammes : *Ueber eigentümlich gestaltete Maserbildungen an Zweigen von Fagus sylvatica* (Ibid.).

Went : *Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Entstehung des Carotins und auf die Zersetzung der Enzyme* (Ibid.).

Matthaei : *Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. — II. On the effect of temperature on carbon-dioxide assimilation*. London, 1904.

Salmon : *Cultural experiments with « Biologic Forms »» of the Erysiphaceae*. London, 1904.

F.-W. Oliver and D.-H. Scott : *On the Structure of the Palæozoic Seed Lagenostoma Lomaxi, with a Statement of the Evidence upon which it is referred to Lyginodendron*. London, 1904.

Petraschevsky : *Uber Atmungskoëffizienten der einzelligen Alge Chlorothecium saccharophilum*. Berlin, 1904.

Telesnin : *Der Gaswechsel abgetöteter Hefe (Zymin) auf verschiedenen Substraten*. Iena, 1904.

Warschawsky : *Die Atmung und Gärung der verschiedenen Arten abgetöteter Hefe*. Iena, 1904.

Gromow und Grigoriew : *Die Arbeit der Zymase und der Endotryptase in den abgetöteten Hefezellen unter verschiedenen Verhältnissen*. Iena, 1904.

Lille. — Imp. LE BIGOT frères.

REVUE GÉNÉRALE
DE
BOTANIQUE

DIRIGÉE PAR

M. Gaston BONNIER

MEMBRE DE L'INSTITUT,
PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA SORBONNE

TOME DIX-SEPTIÈME

Livraison du 15 Mars 1905

N° 195

Entered at the New-York Post Office
as Second Class matter.

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
1, RUE DANTE, 1

1905

LIVRAISON DU 15 MARS 1905

Pages

I. — REMARQUES SUR LA COMPARAISON ENTRE LES ANGIOSPERMES ET LES GYMNOSPERMES (avec figures dans le texte), par **M. Gaston Bonnier**. 97

II. — SUR UNE LIANE DE HOUBLON (*HUMULUS LUPULUS* L.) HERMAPHRODITE (avec une planche), par **M. Camille Brunotte** 109

III. — FLEURS ANORMALES D'*AGAVE AMERICANA* L. (avec figures dans le texte), par **M. L. Ducamp**. 116

IV. — ÉTUDES SUR LES MYCORHIZES ENDOTROPHES (avec planches et figures dans le texte), par **M. I. Gallaud** *(suite)*. 123

V. — REVUE DES TRAVAUX DE TÉRATOLOGIE VÉGÉTALE, parus de 1895 à 1899 (avec figures dans le texte), par **M. C. Houard** 137

PLANCHE CONTENUE DANS CETTE LIVRAISON

Planche 5. — *Humulus Lupulus*

Cette livraison renferme en outre vingt-cinq figures dans le texte.

Pour le mode de publication et les conditions d'abonnement voir à la troisième page de la couverture.

REMARQUES

SUR LA COMPARAISON ENTRE

LES ANGIOSPERMES ET LES GYMNOSPERMES

par M. Gaston BONNIER

La double fécondation, récemment découverte chez les Angiospermes, semble, au premier abord, constituer un caractère très spécial pour ce groupe de végétaux, et par suite l'éloigner plus complètement du groupe des Gymnospermes. M. Guérin, dans un travail très bien fait sur la fécondation des Phanérogames (1), dit qu'au point de vue des phénomènes de la fécondation, les Angiospermes et les Gymnospermes sont séparés par un fossé infranchissable.

Il est, en tout cas, nécessaire de reprendre à ce point de vue les comparaisons établies entre les deux sous-embranchements des Phanérogames. C'est ce que je vais exposer brièvement en ces quelques pages.

La question la plus importante qui s'impose dans la comparaison à établir est celle-ci : à quoi correspond chez les Gymnospermes l'albumen des Angiospermes ?

Hofmeister (2) le comparait à l'endosperme des Gymnospermes, la seule différence étant qu'il se forme chez les Angiospermes après la fécondation. Sachs (3) dit que l'albumen des Angiospermes paraît correspondre à la partie du prothalle femelle des Sélaginelles qui se développe après la fécondation. Ces homologies ne peuvent plus être proposées aujourd'hui, puisque l'albumen est un embryon.

M. Guignard (4) s'est demandé si les proembryons provenant de l'œuf des *Gnetum* ne pourraient pas être assimilés à l'albumen des Angiospermes, mais il n'admet pas que ces formations ni les embryons résorbés des Gymnospermes puissent lui être comparés

---

(1) Paul Guérin : *Les Connaissances actuelles sur la fécondation chez les Phanérogames*; Paris, 1904.

(2) Hofmeister : *Vergleichende Untersuchungen*, etc. (1851).

(3) Sachs : *Traité de Botanique*, trad. franç., p. 551 (1874).

(4) Guignard : *Les découvertes récentes sur la fécondation dans les végétaux Angiospermes* (Volume jubilaire de la Société de Biologie, 1899).

1° *Comparaison du sac embryonnaire chez une Angiosperme et chez un Cycas.* — Pour préciser et simplifier les comparaisons à établir, supposons que nous considérions : d'une part un ovule mûr d'une Angiosperme dans lequel les deux noyaux médians du sac embryonnaire ne s'accolent pas (fig. 1) et où le noyau de l'œuf accessoire (origine de l'albumen) s'est formé avec le concours d'un de ces noyaux médians sans qu'il y ait fusion ultérieure avec l'autre noyau médian ; d'autre part examinons un ovule mûr de Cycas ayant cinq corpuscules (fig. 2), ce qui se présente assez fréquemment.

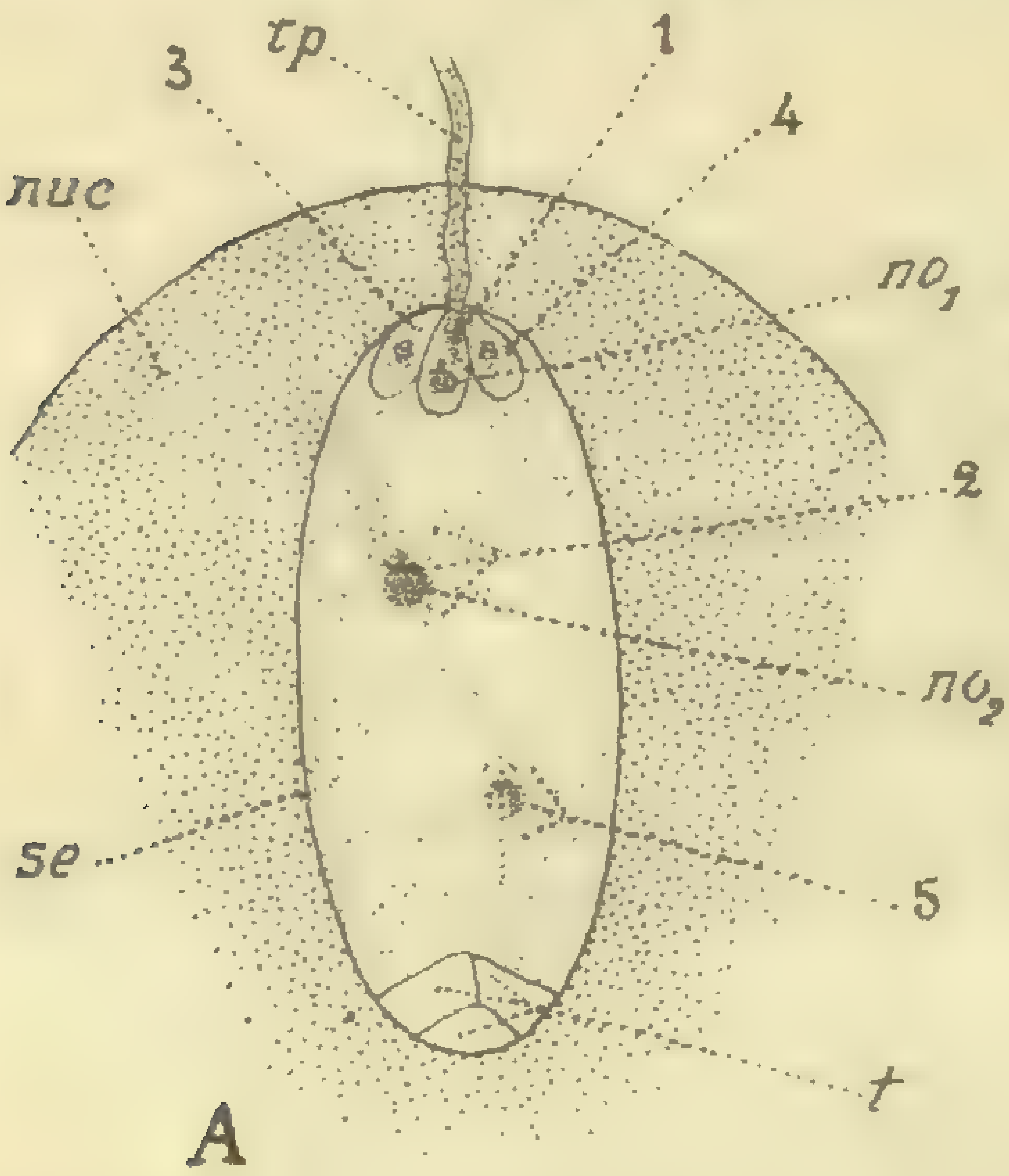


Fig. 1 — *Schéma de la fécondation chez une Angiosperme :* *1*, oosphère ; *3*, *4*, les deux synergides ; *2*, *5*, les deux énergides médianes ; no_1, noyau de l'œuf principal ; no_2, noyau de l'œuf accessoire ; *t*, antipodes ; *se*, parois du sac embryonnaire ; *nuc*, nucelle ; *tp*, tube pollinique.

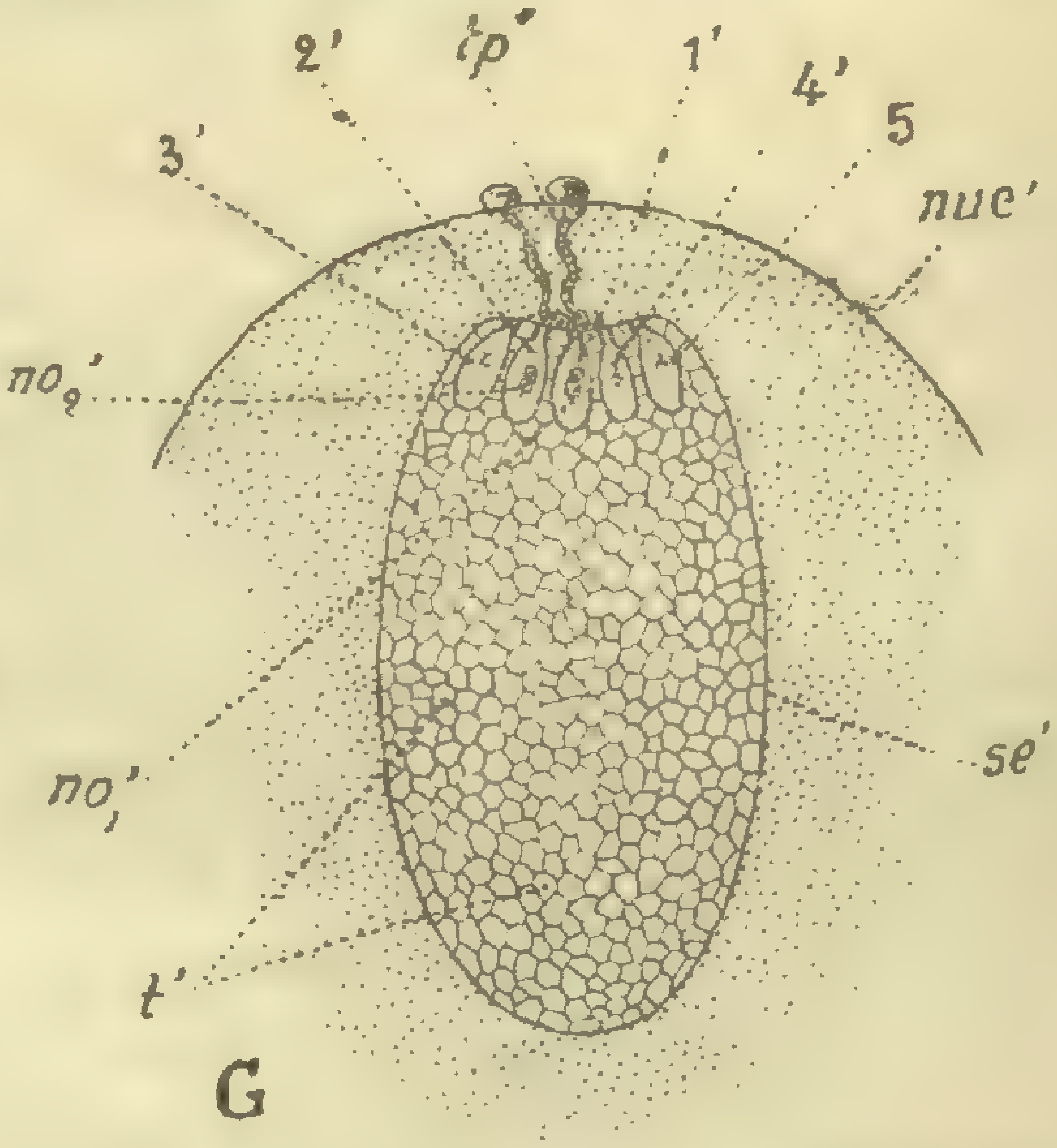


Fig. 2. — *Schéma de la fécondation chez un Cycas :* *1'*, *2'*. *3'*, *4'*, *5'*, corpuscules ; no_1'. no_2', noyaux d'œufs formés dans les corpuscules fécondés ; *t'*, tissu de l'endosperme ; *se'*. parois du sac embryonnaire ; *tp'*, tubes polliniques.

Rappelons, en premier lieu, les homologies qui s'imposent entre les divers éléments du sac embryonnaire chez ces deux ovules.

Les cinq corpuscules du Cycas (*1'*, *2'*, *3'*, *4'*, *5'*, fig. 2) correspondent à cinq archégones réduits chacun à une grande cellule formant l'oosphère, à deux cellules en constituant la rosette, avec une énergide (qui correspond à la cellule du canal) ne s'isolant pas de l'oosphère par une cloison (1).

L'oosphère de l'Angiosperme (*1*, fig. 1) correspond à un archégone réduit à une seule cellule, comme cela se présente d'ailleurs parfois chez les Gymnospermes (*Welwitschia*). Les deux synergides (*3* et *4*, fig. 1) doivent être aussi considérées comme correspondant à des archégones réduits chacun à une seule cellule et qui ne sont ordinairement pas fécondés (2). Le noyau supérieur de la partie médiane du sac embryonnaire (*2*, fig. 1) (et le protoplasma qui en dépend) correspond encore à un archégone, beaucoup moins différencié que les précédents, mais qui sera fécondé pour donner l'œuf accessoire origine de l'albumen. Enfin, comme l'un des deux anthérozoïdes du grain de pollen peut se fusionner soit avec l'un soit avec l'autre des deux noyaux médians, le second noyau médian (*5*, fig. 1) (et le protoplasma qui en dépend) doit être au même titre considéré comme une énergide correspondant à un archégone très peu différencié (3).

On a donc dans cette Angiosperme cinq archégones (*1*, *2*, *3*, *4*, *5*, fig. 1) : l'oosphère, les deux synergides, et les deux énergides qui occupent toute la partie médiane du sac embryonnaire.

Quant aux trois antipodes (4), leur ensemble (*t*, fig. 1) correspond à la partie végétative de l'endosperme du Cycas (*t'*, fig. 2), c'est-à-dire à tout le tissu compris dans le sac embryonnaire du Cycas moins les corpuscules, comparables par conséquent à la partie végétative du prothalle femelle des Cryptogames vasculaires. En certains cas assez nombreux (5), ces antipodes peuvent se diviser avant ou après la fécondation pour donner un tissu plus ou moins développé qui correspond au tissu de l'endosperme produit avant la fécondation ou aux cellules formées par division, ultérieurement à la fécondation, dans l'endosperme du Cycas (1).

---

(1) Ikeno : *Vorlaüfige Mittheilung über die Spermatozoiden bei* Cycas revoluta (Bot. Centralblatt. Tome 69. 1897).

(2) Rappelons que les synergides peuvent être fécondées et donner des œufs qui se développeront en embryons : Mimosées, Naiadées (Guignard).

(3) On trouve d'ailleurs des archégones ou corpuscules aussi peu différenciés et réduits à un noyau entouré de protoplasma chez certaines Gymnospermes, les *Gnetum*, par exemple (Lotsy).

(4) Je laisse de côté les cas exceptionnels où l'une des antipodes peut être fécondée ; en ce cas les antipodes elles-mêmes seraient comparables à des archégones et on pourrait considérer tout l'endosperme comme employé à former huit corpuscules.

(5) On peut citer à cet égard les Graminées où l'on trouve jusqu'à 36 antipodes (Kœrnicke), le *Gentiana campestris*, où les antipodes nombreuses forment une couche qui tapisse la majeure partie du sac embryonnaire (Guérin), le *Sparganium simplex* où on trouve plus de 150 noyaux formés par les antipodes. Voir aussi à ce sujet le récent Mémoire de M. Konrad Lötscher (Flora. t. 94 ; 1905).

2° *Comparaison de la fécondation et du développement des embryons chez une Angiosperme et chez le Cycas.* — Examinons maintenant ce qui se passe dans le sac embryonnaire de ces deux plantes après la fécondation.

Bien que le nombre des éléments n'ait aucune importance, je supposerai pour simplifier la comparaison que l'ovule de Cycas considéré ait seulement deux corpuscules sur cinq qui soient fécondés (fig. 4). Ce cas peut très bien se présenter parce qu'il n'y a souvent qu'un certain nombre des corpuscules qui reçoivent les tubes polliniques.

Ceci admis, que se passe-t-il dans l'Angiosperme? L'œuf formé dans l'oosphère par sa fusion avec un anthérozoïde du tube pollinique se développe directement en donnant un suspenseur et un embryon proprement dit (s_1, e_1, fig. 3).

Le noyau de l'œuf accessoire, formé par l'un des noyaux médians et l'autre anthérozoïde du tube pollinique (le second noyau étant résorbé), se divise par bipartitions successives en formant des noyaux, d'abord non séparés entre eux par des cloisons, qui tapissent la surface interne de la majeure partie de la paroi du sac embryonnaire, devenue celle de l'œuf accessoire, puis les énergides, ainsi produites côte à côte, en donnent de nouvelles vers l'intérieur dans le sens radial, se séparant entre elles par des cloisons, et forment ainsi plusieurs assises de cellules successives qui vont en se différenciant de la partie périphérique vers l'intérieur. Ainsi se constitue peu à peu l'albumen (pe_2, fig. 3) comme une sorte de poche remplie d'un tissu très nettement différencié dans la partie externe et parfois non cloisonné dans la partie médiane où les noyaux restent longtemps en voie de division. Enfin dans la suite du développement on sait que cet embryon accessoire ou albumen est digéré par l'embryon principal qui seul produit une nouvelle plante.

---

(1) L'étude de la réduction chromatique est venue confirmer cette comparaison. En effet les noyaux des antipodes et des cellules qui en dérivent ont, comme on sait, un nombre de chromosomes égal environ à la moitié de celui des noyaux végétatifs, de ceux des cellules du nucelle par exemple ; d'après Overton (1893), Dixon (1894), Blachmann (1898) et Juel (1900), il en est de même pour les cellules de l'endosperme.

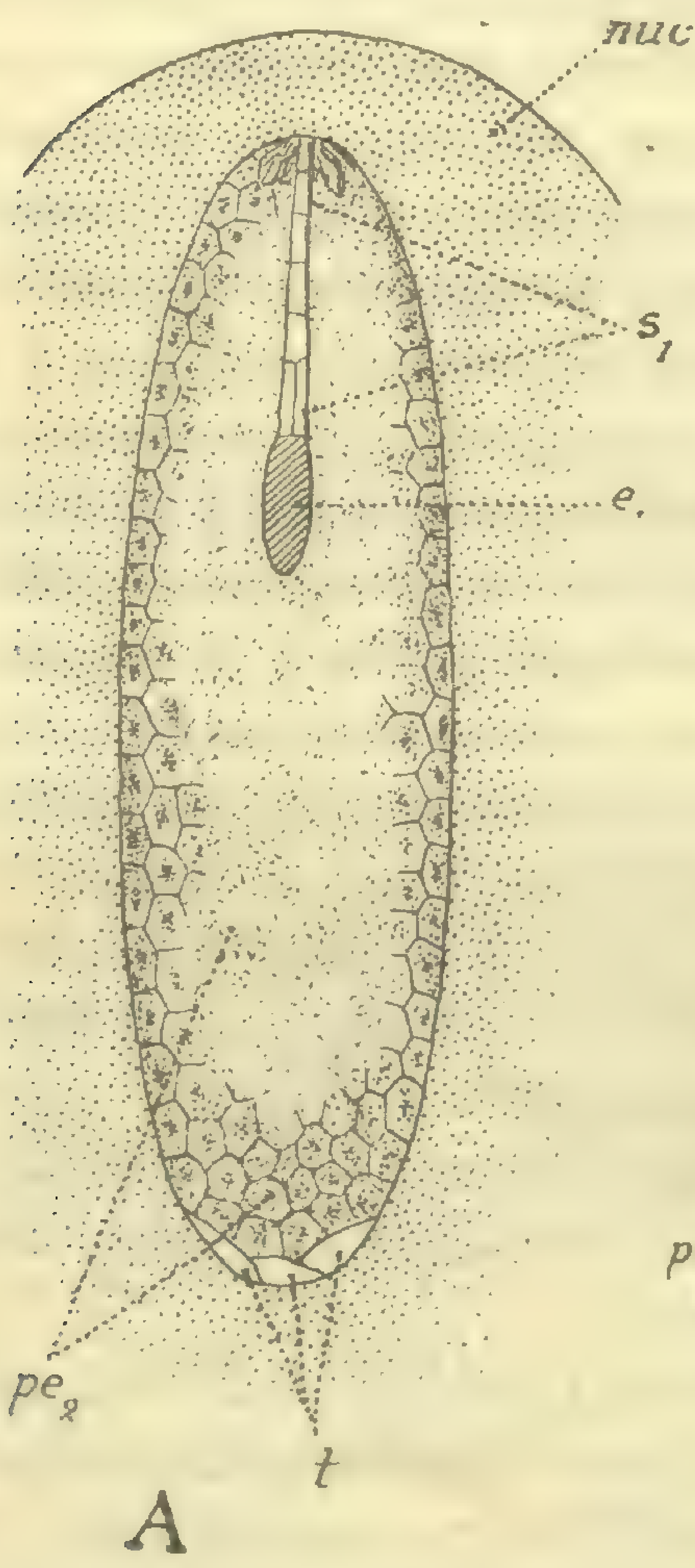


Fig. 3. — *Schéma du développement des embryons chez une Angiosperme :* e_1, embryon principal (avec son suspenseur s_1) issu de l'œuf principal; pe_2, albumen ou embryon accessoire réduit à l'état de proembryon, issu de l'œuf accessoire; *t*, antipodes ; *nuc*, nucelle.

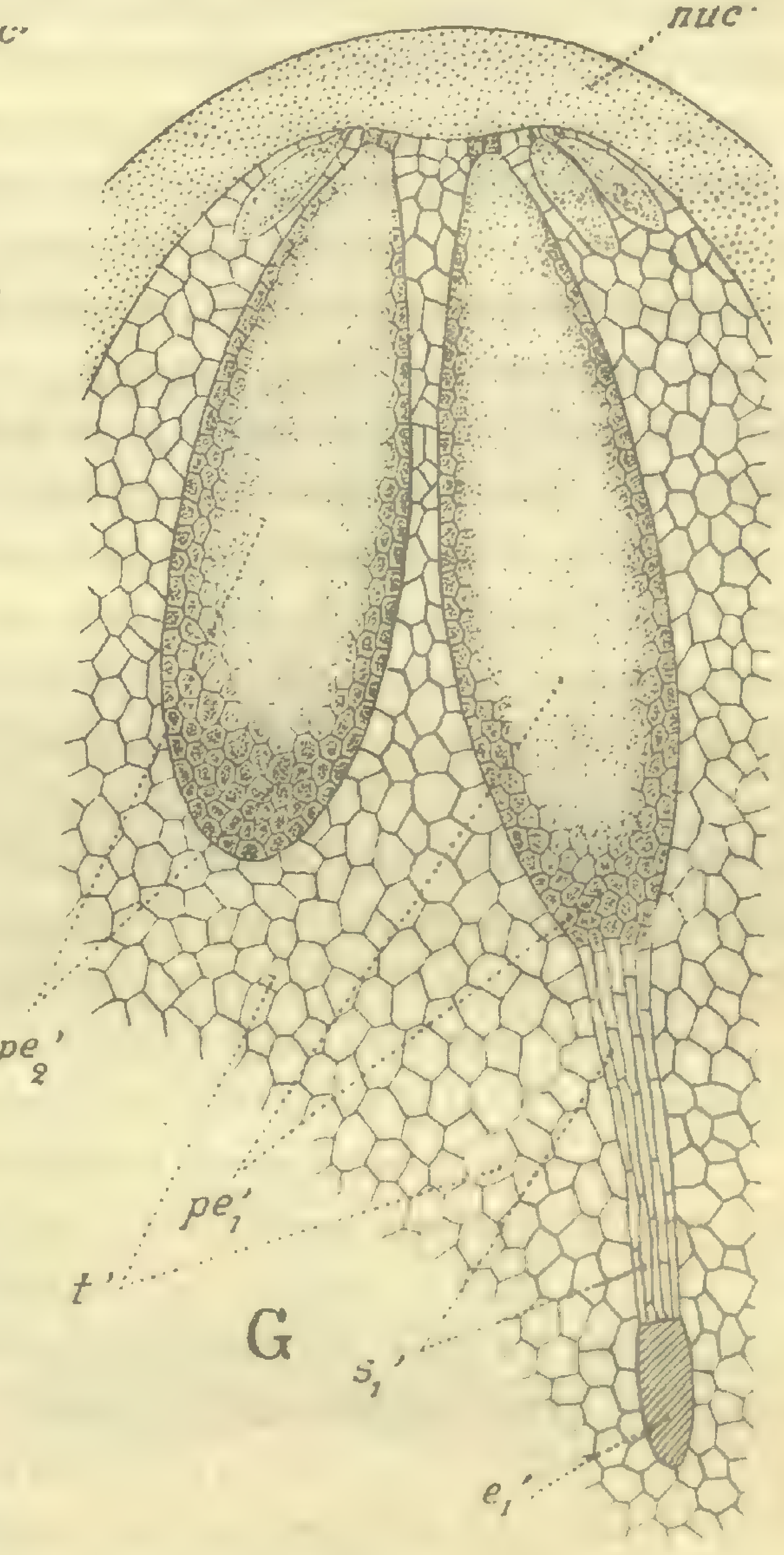


Fig. 4.—*Schéma du développement des embryons chez le Cycas :* e_1', embryon principal (avec son suspenseur s'_1 et le reste pe_1' de son proembryon ; pe_2', proembryon issu d'un autre œuf formé dans un autre corpuscule ; *t'*, tissu de l'endosperme; *nuc'*, nucelle.

Considérons maintenant les phénomènes analogues qui se produisent chez le Cycas. Examinons un des corpuscules fécondés (pe_2', fig. 4) ; le noyau de l'œuf se divise par des bipartitions successives en formant des noyaux, d'abord non séparés par des cloisons, qui tapissent la surface interne de la paroi du corpuscule devenue œuf, puis les énergides, ainsi produites côte à côte, en donnent de nouvelles vers l'intérieur, se séparent entre elles par des cloisons et forment ainsi plusieurs assises de cellules successives qui vont en se différenciant de la partie périphérique vers l'intérieur. Ainsi se constitue peu à peu (en pe_2', fig. 4) le proembryon du Cycas, comme une sorte de poche renfermant un tissu très nettement différencié dans sa partie externe et parfois non cloisonné dans sa partie interne, surtout vers le haut où les noyaux restent longtemps en voie de division. La partie centrale de la poche demeure remplie par un liquide. On reconnaît, presque mot pour mot, dans cette description de la formation du proembryon de cette Gymnosperme, la description de la formation de l'albumen ou embryon accessoire des Angiospermes : même origine, mêmes divisions nucléaires, même mode de différenciation des assises cellulaires. Enfin si l'autre corpuscule fécondé du Cycas l'a été avant celui-ci, il peut arriver que l'embryon pe_2' que nous venons de considérer n'ait pas le temps de se développer plus avant ; alors ce proembryon sera digéré par l'embryon principal (s_1' e_1', fig. 4) qui seul produit une nouvelle plante.

Il semble dès lors tout naturel, de comparer l'albumen des Angiospermes au proembryon du Cycas.

Quant à l'autre corpuscule fécondé du Cycas, si c'est celui qui doit prédominer, son proembryon produira vers l'extrémité opposée au canal du corpuscule, un suspenseur s_1' et un embryon e_1' proprement dit avec radicule, axe hypocotylé, deux cotylédons et gemmule, le tout formé au détriment d'une partie de l'endosperme, de l'autre embryon et des corpuscules non fécondés ; comme étaient digérés, chez l'Angiosperme, les antipodes, l'embryon accessoire ou albumen, les deux synergides et l'un des noyaux médians.

3° *Comparaison du sac embryonnaire chez une Angiosperme et chez le Pin.* — Toujours pour simplifier les comparaisons à établir, considérons d'une part le cas tout-à-fait particulier d'une Angiosperme, l'*Erythronium americanum* (1) et un Pin ayant cinq corpuscules, comme cela peut se présenter.

---

(1) Ce cas a été étudié en détail par M. Jeffrey : *Polyembryony in Erythronium americanum* (Ann. of. Botany t. IX, 1895).

Les homologies qui s'imposent entre les divers éléments du sac embryonnaire de ces deux plantes sont tout-à-fait analogues à celles que nous avons rappelées dans la comparaison précédente.

Les cinq corpuscules du Pin correspondent à cinq archégones et sont composés chacun d'une grande cellule constituant l'oosphère, d'une cellule du canal qui en est séparée par une cloison et d'une rosette formée par quatre étages comprenant chacun quatre cellules, le tout entourant la cellule du canal.

L'oosphère, les deux synergides et les deux noyaux médians du sac embryonnaire de l'*Erythronium* peuvent être comparés, ainsi que dans le cas précédent, aux cinq corpuscules du Pin, réduits dans l'Angiosperme à trois cellules et à deux énergides. On peut aussi considérer les antipodes comme comparables à la partie végétative de l'endosperme ou à la partie végétative du prothalle femelle des Cryptogames vasculaires.

4° *Comparaison de la fécondation et du développement des embryons chez une Angiosperme et chez le Pin.* — Examinons maintenant ce qui se passe dans le sac embryonnaire de ces deux plantes après la fécondation.

Bien que le nombre des éléments n'ait aucune importance, je supposerai encore en ce cas, pour simplifier la comparaison, que l'ovule du Pin considéré ait seulement deux corpuscules sur cinq qui soient fécondés, cas qui peut se présenter.

Ceci admis, que se passe-t-il dans l'*Erythronium* ? L'œuf formé par l'oosphère après sa fusion avec un anthérozoïde du tube pollinique se divise en plusieurs cellules dont l'ensemble constitue un rudiment de proembryon. Chacune de ces cellules donne directement un embryon avec son suspenseur, ainsi que l'a montré M. Jeffrey ; ce nombre d'embryons fournis par le même œuf peut être de trois à cinq. Pour préciser, supposons qu'il y en ait quatre (E_1, e_1, e_1, e_1, fig. 5).

Le noyau de l'œuf accessoire est formé par la conjugaison d'un des noyaux médians avec l'autre anthérozoïde du tube pollinique. Le second noyau médian est résorbé et l'albumen ou embryon accessoire (pe_2, fig. 5) se développe comme il a été indiqué dans le cas précédent. Des quatre embryons formés par l'œuf principal de l'*Erythronium*, un seul E_1 subsistera après avoir digéré les trois autres (e_1, e_1, e_1), l'embryon accessoire ou albumen pe_2, les synergides et les antipodes t ; ce seul embryon E_1 donnera une plantule qui se développera en nouvelle plante.

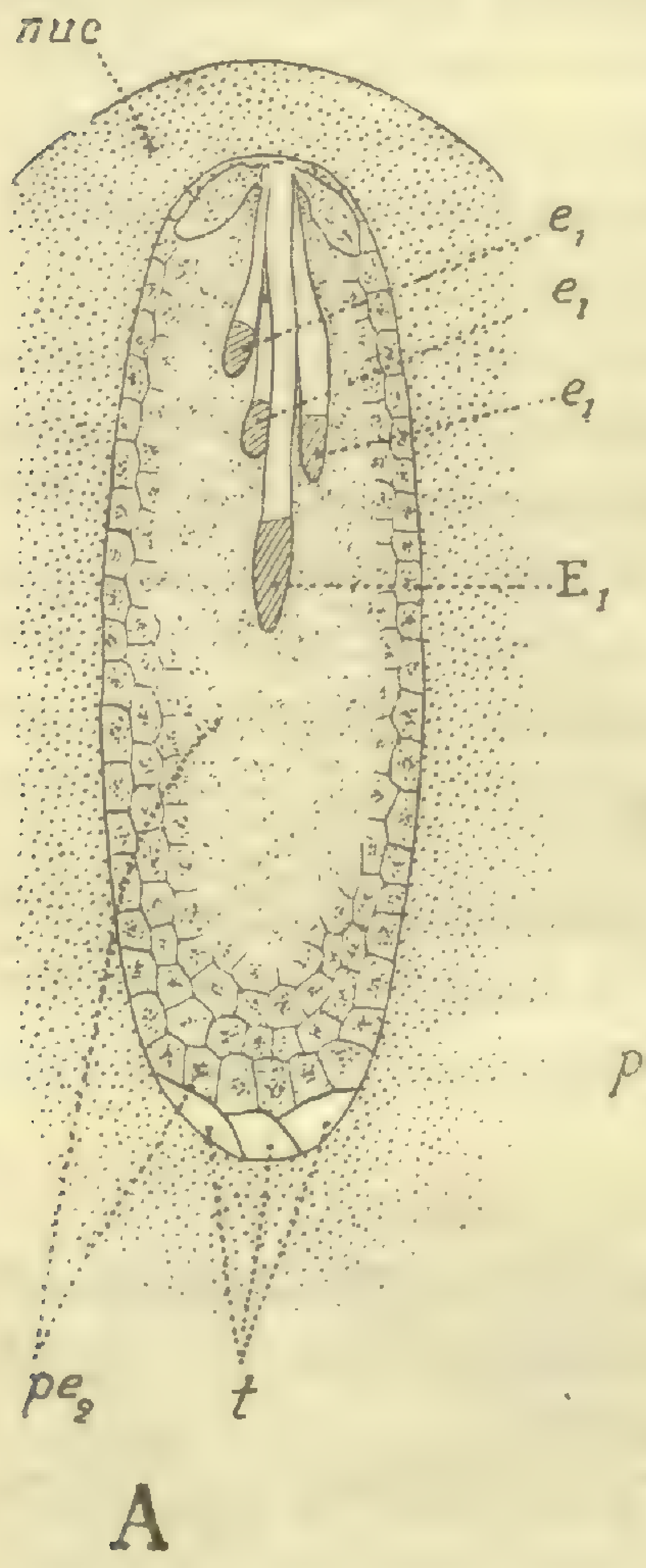


Fig. 5. — *Schéma du développement des embryons chez l'Erythronium :* E_1, e_1, e_1, e_1, embryons issus d'un court proembryon commun provenant de l'œuf principal ; pe_2, albumen ou embryon accessoire réduit à l'état de proembryon issu de l'œuf accessoire : t, antipodes ; *nuc*, nucelle.

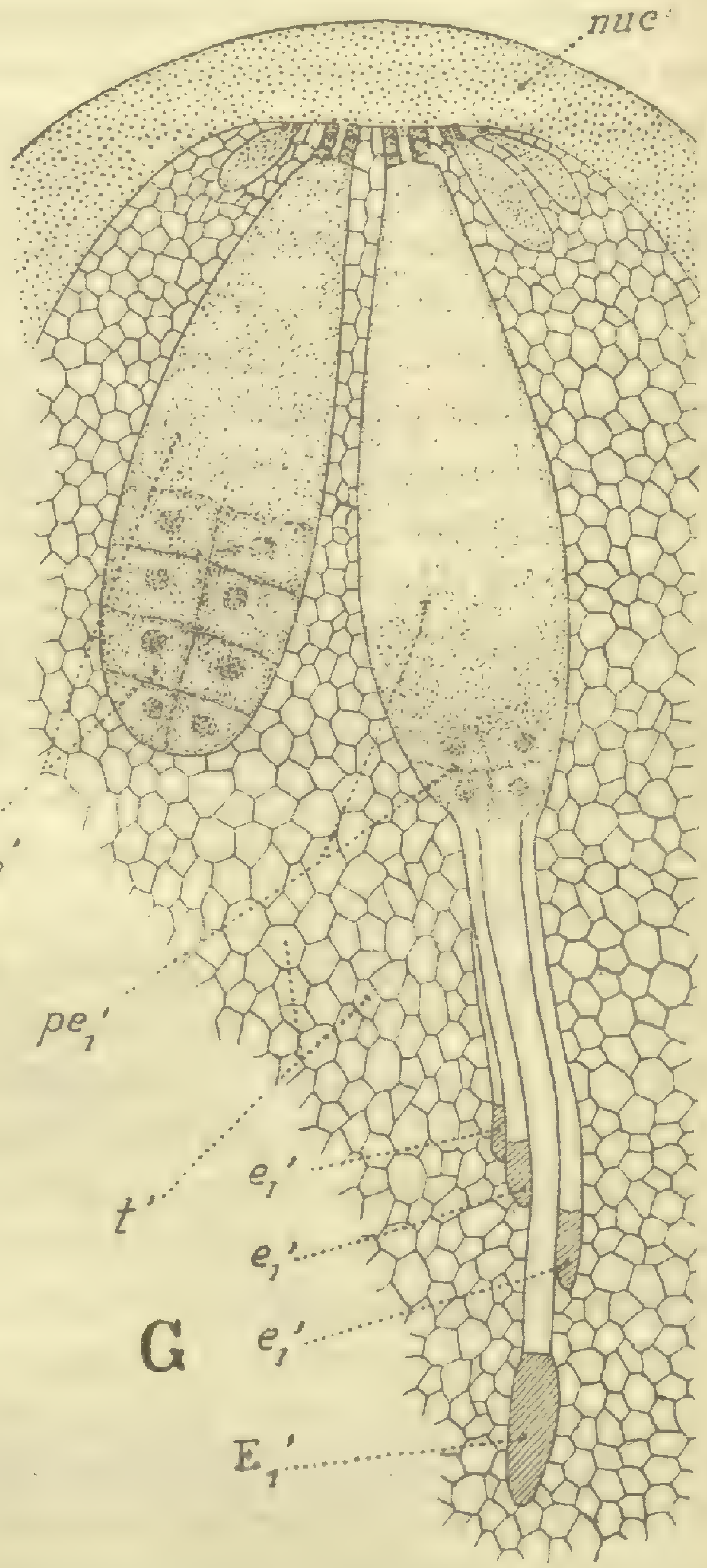


Fig. 6.—*Schéma du développement des embryons chez le Pinus :* E_1', e_1', e_1', e_1', embryons issus d'un œuf, avec le reste pe_1' de leur proembryon commun ; pe_2', proembryon issu d'un autre œuf ; t', tissu de l'endosperme ; *nuc'*, nucelle.

Considérons maintenant les phénomènes analogues qui se produisent chez le Pin (fig.,6). Dans un des corpuscules fécondés, le noyau de l'œuf se dirige vers la paroi de l'œuf opposée au canal du corpuscule, et là se divise en deux puis en quatre noyaux qui s'appliquent sur les parois de l'oosphère devenue œuf ; il se forme ainsi quatre énergides seulement, appliquées contre la paroi, au lieu d'un grand nombre comme dans le Cycas. Mais chacune de ces énergides fonctionne comme une cellule du jeune proembryon de Cycas ou comme une cellule de jeune albumen. En effet, ces quatre énergides se divisent et en produisent d'autres vers le haut, puis se séparent par des cloisons. Il se forme ainsi quatre étages de cellules successivement différenciées, et il subsiste vers la partie de l'œuf qui est près de la rosette un ou plusieurs noyaux dans le protoplasma restant. Ainsi se forme le proembryon (pe_2', fig. 5), qui est comme une poche remplie d'un tissu formé de seize cellules différenciées à la base et d'un tissu non différencié vers le haut. Le développement de ce proembryon, bien que ne produisant qu'un moindre nombre de cellules, est encore tout-à-fait comparable à celle d'un embryon accessoire ou albumen d'Angiosperme.

Admettons maintenant que dans le corpuscule considéré le développement ne soit pas poussé plus loin et que l'autre corpuscule que nous avons supposé fécondé l'ait été auparavant. Ce dernier après avoir produit un proembryon comme le précédent (pe'_1, fig. 6) formera à l'extrémité de ce proembryon opposé à la rosette, quatre suspenseurs et quatre embryons proprement dits (E_1', e_1', e_1', e_1', fig. 6), situés à côté les uns des autres, comme les quatre embryons produits par le proembryon réduit issu de l'œuf principal de l'*Erythronium*.

Des quatre embryons ainsi formés un seul (E_1') subsistera après avoir digéré les trois autres (e_1', e_1', e_1'), le proembryon de l'autre corpuscule (ou les quatre embryons formés par ce proembryon), les autres corpuscules et une partie de l'endosperme t_1' ; ce seul embryon E'_1 donnera une plantule qui se développera en plante nouvelle.

On voit ainsi que, dans cette comparaison, on peut encore rationellement homologuer le proembryon du Pin à l'embryon accessoire ou albumen de l'Angiosperme considérée, et les embryons issus d'un même œuf du Pin aux embryons issus d'un même œuf de l'*Erythronium*.

Je rappellerai seulement que, du côté du gamète mâle, une homologie parfaite s'établit entre les Angiospermes et les Gymnospermes. Toutes les transitions peuvent s'observer entre un grain de pollen d'Angiosperme à deux noyaux inégaux et un grain de pollen de Pin à quatre cellules. De plus, les *Scilla*, les *Ornithogalum* (1), le *Lilium auratum* (2) forment leurs anthérozoïdes par le le même processus que les Gymnospermes, et établissent ainsi le passage entre les deux groupes.

Conclusions. — Si au lieu des deux comparaisons particulières que je viens de faire, on compare au point de vue qui nous occupe l'ensemble des Angiospermes à l'ensemble des Gymnospermes, on ne trouvera guère de différences qu'au point de vue du nombre des organes considérés ; ce qui n'a, on le comprend, aucune importance.

En somme, on peut établir d'une manière générale l'ensemble des comparaisons de la manière suivante.

1. — Le sac embryonnaire des Angiospermes correspond au sac embryonnaire des Gymnospermes ; tous deux sauf de rares exceptions ont pour origine, comme on sait, une cellule profonde provenant du cloisonnement d'une cellule primitive sous-épidermique du nucelle, et chez tous les deux la réduction chromatique se produit au moment de la formation de la cellule-mère définitive du sac embryonnaire.

2. — Les huit énergides ou cellules formées avant la fécondation par bipartitions successives dans le sac embryonnaire des Angiospermes correspondent au tissu (endosperme et corpuscules) qui se produit avant la fécondation dans le sac embryonnaire des Gymnospermes.

L'oosphère, les deux synergides et les deux noyaux médians (devant être fécondés ou non) des Angiospermes sont comparables aux corpuscules (devant être fécondés ou non) des Gymnospermes.

---

(1) Strasburger : *Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen* (Iéna, 1904).

(2) Chamberlain : *Contribution of the life history of Lilium philadelphicum.* (Botanical Gazette, t. XXIII, 1897).

Les antipodes des Angiospermes ou le tissu qu'elles produisent avant la fécondation chez d'assez nombreuses espèces sont comparables au tissu de l'endosperme produit avant la fécondation (à moins de comparer aussi, dans beaucoup de cas, les trois antipodes à trois corpuscules en général non fécondables).

3. — Dans les Angiospermes, les deux anthérozoïdes qui fécondent en général l'oosphère et l'une des énergides médianes proviennent presque toujours du même tube pollinique, parfois de tubes différents lorsque plusieurs tubes polliniques atteignent le même sac embryonnaire. Dans les Gymnospermes, il arrive aussi parfois (Genévrier, etc.), que deux corpuscules voisins soient fécondés par deux anthérozoïdes provenant d'un même tube pollinique.

4. — L'embryon principal des Angiospermes issu de l'œuf formé par l'oosphère (très rarement les embryons issus de ce même œuf) est, on le sait, comparable à l'embryon ou aux embryons produits par l'œuf des Gymnospermes et plus particulièrement à l'embryon issu directement de l'œuf sans proembryon comme cela s'observe chez un certain nombre de Gymnospermes (Ginkgo, etc.).

5. — L'albumen ou embryon accessoire issu de l'œuf accessoire des Angiospermes est comparable à l'embryon d'une Gymnosperme qui se serait arrêté au stade de proembryon. L'origine et le mode de formation des éléments sont tout-à-fait semblables dans les deux cas.

6. — Le tissu que forment parfois les antipodes des Angiospermes en se multipliant après la fécondation, est comparable à la suite du développement de l'endosperme par cloisonnements nouveaux qui se produit chez la plupart des Gymnospermes, après la fécondation.

7. — Chez les Angiospermes, l'embryon principal digère l'autre embryon (albumen) ainsi que les antipodes ou le tissu qui en provient, les synergides et l'un des noyaux médians. Que l'œuf principal donne un seul embryon ou plusieurs (ce qui est tout-à-fait exceptionnel), un seul embryon se développe pour donner une plante nouvelle.

Chez les Gymnospermes, il y a de même un embryon prédominant qui digère tous les autres, l'endosperme et les corpuscules non fécondés. Ce seul embryon se développe pour donner une plante nouvelle.

Quelle est donc, en somme, à ce point de vue, la différence principale entre les Gymnospermes et les Angiospermes ? C'est que tous les œufs formés dans le même sac embryonnaire sont semblables chez les premières, tandis qu'ils sont différenciés chez les secondes où il se produit en général deux œufs seulement dans un même sac embryonnaire, l'un sans proembryon se développant directement en suspenseur et embryon proprement dit, l'autre restant à l'état de proembryon.

SUR UNE LIANE DE HOUBLON

(*HUMULUS LUPULUS* L.) HERMAPHRODITE

par M. Camille BRUNOTTE

(Planche V).

Ainsi qu'on le sait, le genre *Humulus* est représenté dans notre Flore de France, par une seule espèce : *Humulus Lupulus* L., qui croît dans toute l'Europe à l'état sauvage et que l'on peut rencontrer fréquemment en certaines régions, dans les haies et les buissons.

C'est une plante grimpante et volubile, dioïque. Les lianes mâles portent des fleurs disposées en grappes opposées, rameuses, axillaires et terminales.

Chaque fleur a un périgone à cinq divisions oblongues, avec cinq étamines cachées dans l'enveloppe florale. Celle-ci, avant la maturité, paraît être constituée par une petite masse sphérique verdâtre, sans aspérités. A la maturité, les fleurs deviennent plus blanches, s'épanouissent vers la fin de juillet, même en août, et répandent alors une assez grande quantité de grains de pollen très fins.

La liane qui porte les fleurs femelles ressemble beaucoup par son port à la liane mâle ; les feuilles y sont peut-être un peu plus grandes, plus rugueuses, et plus abondantes. Les sarments des sujets mâles sont plus faibles que ceux des sujets femelles. Quant aux fleurs femelles, elles sont réunies en chatons pédonculés, opposés, devenant des cônes ou strobiles de deux à trois centimètres de long. Chaque fleur isolée se compose d'une petite écaille à la base de laquelle est placé l'ovaire surmonté de deux styles.

C'est la liane femelle qui seule est intéressante au point de vue commercial ; elle est cultivée parfois sur des espaces considérables. Le commerce de Houblon est devenu, en effet, un des plus importants, et la plante originelle Houblon a subi, par suite de cultures spéciales, des modifications profondes, ayant pour but, soit l'augmentation du poids des fleurs femelles, soit l'augmentation de la teneur en lupuline, etc., etc.

Le seul produit recherché dans cette culture du houblon étant la fleur femelle au moment où elle contient le plus de lupuline, on s'est attaché, dans le choix des races à planter, à prendre les types qui remplissent le mieux ces conditions, et on a cherché surtout à empêcher la fécondation de la fleur, fécondation qui permettrait à la plante en suivant son rôle normal, de faire ses graines au détriment des bractées et de la lupuline.

C'est pour ces diverses raisons que, dans les pays où on plante le houblon, il est impossible de trouver une liane de houblon mâle à une distance très éloignée des plantations : les planteurs s'empressant de détruire tous les pieds à fleurs mâles, avant la floraison, dès leur apparition dans les haies ou buissons du voisinage.

Parmi les centres de plantations de l'Est, on peut citer de nombreuses contrées en Alsace et en Lorraine. Vic sur-Seille, Marsal et les environs, sont peut-être à ce point de vue les centres les plus importants de la Lorraine annexée : on y cultive aujourd'hui plus de cent soixante hectares de houblon (dont cent hectares sur le territoire de Vic), ce qui représente environ quatre cent quatre-vingt mille perches autour de chacune desquelles s'enroulent d'habitude deux, quelquefois trois lianes femelles de houblon.

C'est au milieu de cette immense culture de houblon qu'il m'a été donné d'observer le cas singulier qui fait l'objet de cette note.

Dans une houblonnière plantée par M. Louis Maugenot, au lieu dit les Alovins, à Vic, une liane dans le nombre, s'est montrée différente des voisines ; elle fut mise en observation par le propriétaire qui y avait reconnu un fait anormal qui me fut signalé, au commencement de juillet 1904.

Voici, dans les grandes lignes, les renseignements qui m'ont été très obligeamment donnés. La houblonnière où se trouvait la liane intéressante, a été constituée il y a deux ans seulement ; les pieds qui y ont été plantés provenaient des propriétés voisines, pris par conséquent dans le pays même. Cette observation a son importance ; on conçoit de suite qu'il ne s'agit pas ici d'une race introduite nouvellement, mais bien d'un type acclimaté depuis longtemps dans la région et où, jusqu'alors, aucun fait anormal n'a été signalé.

Au pied d'une des tiges en fer servant de tuteurs à la plantation, deux « brins » avaient été laissés lors de la taille printanière. Ces deux brins, devenus grands s'enlaçaient autour du support. L'un d'eux était normalement constitué et portait ses fleurs femelles, le second seul était anormal et avait des fleurs à la fois mâles et femelles.

Au moment où il me fut possible de voir la plante, au commencement d'août, cette liane hermaphrodite était haute de plus de cinq mètres, elle était très robuste. Elle avait été privée de ses entre nœuds axillaires inférieurs, comme cela se fait d'habitude jusqu'à une hauteur de un mètre cinquante à peu près. A partir de ce niveau, toutes ses feuilles opposées avaient à leur aisselle des rameaux très développés, ainsi qu'on peut s'en rendre compte en examinant la planche qui accompagne ce travail (Pl. V). Ces rameaux axillaires portaient tantôt des fleurs à étamines, d'autres n'avaient que des fleurs femelles, d'autres enfin avaient à la fois des fleurs mâles et des fleurs femelles. Quelques grappes de fleurs de cette liane anormale présentaient même ce fait curieux : sur un même pédoncule floral, on trouvait les deux fleurs staminées et pistillées. A la base du pédoncule, dans ces inflorescences, les rameaux sont mâles, alors qu'à l'extrémité le pédoncule floral est nettement terminé par un cône femelle. L'examen des fleurs désignées par les numéros 18-19-20-21-22-23 et 24, sur la planche, ne laisse aucun doute à ce sujet.

Il y a lieu d'ajouter de suite que les fleurs portées par cette liane hermaphrodite étaient toutes ou presque toutes normalement construites : les fleurs mâles avaient leurs cinq étamines contenant de nombreux grains de pollen et les fleurs femelles avaient leurs ovules normaux, surmontés de deux styles.

Vers la fin d'octobre, quelques fleurs femelles restées en observation sur cette liane anormale ont été examinées attentivement et, sur environ trente cônes femelles disséqués à la loupe, j'ai trouvé seulement cinq graines bien développées.

Cette petite quantité de graines trouvées paraîtrait indiquer que l'auto-fécondation, dans le cas particulier qui nous occupe, est rare ; mais, la présence de ces graines arrivées à maturité est suffisante pour prouver que les étamines étaient fertiles, qu'il y a eu fécondation et que le fruit s'est développé normalement.

Cette constatation, je le crois, est très intéressante, on en jugera d'ailleurs plus loin.

Tels sont les faits observés pendant cet été 1904, grâce à l'aimable obligeance de M. Mangenot propriétaire de la houblonnière où se trouvait la liane qui a été mise entièrement à ma disposition.

Le pied sur lequel cette anomalie a été constatée est d'ailleurs mis en observation, il sera de nouveau surveillé pendant les années prochaines ; il sera curieux de suivre son évolution.

Reste, pour l'instant, à discuter scientifiquement l'observation précédente. En lui même le fait en question n'est pas absolument nouveau et les experts en lupuliculture déclarent avoir vu quelquefois déjà, mais cependant assez rarement, quelques rameaux portant des fleurs ressemblant à des fleurs mâles et portées par des lianes à fleurs femelles. Chaque fois que le fait a été observé, on n'a constaté que la présence de petits rameaux ainsi constitués, peu nombreux et courts.

Avant de chercher à élucider la question, au point de vue purement scientifique, j'ai cru bon, et je m'en félicite, de m'adresser à M. Stambach, secrétaire de la Société Alsacienne des Planteurs de Houblon, dont la haute compétence pratique est mise souvent, et à juste titre, à contribution dans le monde des lupuliculteurs. M. Stambach a bien voulu me donner des renseignements sur la question qui m'intéressait ; il me donnait en outre, des références bibliographiques et des résultats d'observations fort intéressantes.

Parmi les nombreuses variétés de houblon cultivées (elles sont au moins au nombre de vingt-deux) il n'en est qu'une seule qui, quelquefois, présente cette curieuse anomalie d'avoir des fleurs à étamines ; cette variété d'origine anglaise est désignée sous le nom de « Early prolific ».

Dans une note publiée en 1900, Franz Chodounsky (1) dit textuellement ceci, à propos des lianes de houblon : « les fleurs mâles » et les fleurs femelles sont séparées, cependant il y a quelques » exceptions sous ce rapport, par un caprice de la nature, les fleurs » mâles et femelles sont réunies sur une seule et même liane ».

Comme suite à cette note, la publication « der Hopfen » donne un dessin représentant un très court rameau d'*Humulus*, sur lequel une grappe rameuse mâle est opposée à une grappe femelle. Les fleurs ayant servi à faire cette reproduction venaient de M. Schneider de Tréboc.

---

(1) Der Hopfen ein beitrag zur Wertzchätzung der Qualität von Franz Chodounsky. Prag. 1900.

Dans une autre note, un journal paru à Nuremberg (1) à la date du 13 août 1904, c'est-à-dire quelques jours à peine, après nos premières observations sur la question, reprend cette étude des houblons de M. Schneider de Tréboc. Je résumerai rapidement cette note écrite par M. Fairschied, botaniste américain.

D'après l'auteur, qui rappelle les constatations faites par M. le directeur Ambrose de l'École d'agriculture de Saaz, et M. le secrétaire Roschauer, de la Société des houblons de Polep, « il n'a pas » été possible de distinguer en hiver, sur des échantillons secs, si » dans les étamines des fleurs mâles de ces plantes anormales, il » se formait un pollen absolument mûr, et il est étonnant que, » parmi ceux qui ont eu des exemplaires frais sous la main, aucun » n'ait songé à examiner la fleur à ce point de vue ».

Ainsi qu'on le voit par ce rapide exposé, au mois d'août dernier encore, la question de savoir si oui ou non, les étamines étaient fertiles, se posait. Et, non seulement on croyait que les étamines n'étaient pas fertiles, mais on avait même des tendances à croire, ainsi que le distingué professeur Stambach me l'écrit lui même, que « les boutons des deux fleurs mâles et femelles ne présentent » point de différences, il semble que la fleur mâle n'est qu'un » avorton de la fleur femelle. »

Cette conclusion judicieuse était prise très raisonnablement ; car les échantillons de fleurs anormales trouvées par M. Stambach, dont il m'a envoyé d'ailleurs un exemplaire, et qui ont été examinées fraîches par divers botanistes émérites (2), *n'étaient point fertiles*, et n'avaient pas de grains de pollen.

Dans ce cas de « non existence » des gamètes mâles sur la liane anormale, on est en droit de considérer la plante comme étant restée entièrement femelle, mais ayant modifié légèrement ses feuilles florales.

Le cas qui nous occupe actuellement est différent. Sans aucun doute, les fleurs mâles ont du pollen mûr, les fleurs femelles sont normalement constituées, quelques-unes ont été fécondées, ont donné des graines arrivées à maturité, et une liane entière, avec de nombreuses fleurs a été ainsi observée.

---

(1) *Allgemeine Brauer und Hopfen Zeitung, n° 189.* Nürnberg. Samstag, 13 August 1904.

(2) M. le comte Solms de Laubach professeur à l'Université de Strasbourg ; M. le professeur Remy à l'École polytechnique de Berlin.

Quelles conclusions peut-on tirer de cette observation ? Je crois pour ma part qu'il serait téméraire de chercher, sur une observation de cette nature, à conclure.

Nous connaissions jusqu'alors une plante dioïque qui porte ses fleurs mâles sur un pied, ses fleurs femelles sur un autre.

Nous voyons aujourd'hui que cette même plante a sur la même liane (et le fait d'observation est bien évident) ses fleurs mâles complètes et fertiles aussi bien que ses fleurs femelles qui à maturité donnent des graines. Nous ne pouvons que dire ceci : la plante que Linné a décrite autrefois sous le nom « *Humulus* », cultivée aujourd'hui et sélectionnée en vue d'obtenir un produit commercial, *se modifie*. Alors que les lianes primitives étaient unisexuées, quelques-unes des lianes de certaines races obtenues par culture, portent les deux gamètes ; le fait est rare cependant. Est-ce là un retour à un type primitif ancien, le houblon étant au début hermaphrodite ?

Ou bien, est-ce une modification nouvelle qui rapprocherait sur un même appareil végétatif, les organes sexuels portés primitivement sur des pieds séparés ?

Nul ne peut se prononcer à ce sujet.

Mais la constatation de ce fait n'en est pas moins importante, elle vient dans tous les cas, à l'appui des théories de transformations possibles des êtres vivants, par suite de l'adaptation et de la sélection.

On est toujours particulièrement heureux, quand on s'occupe de biologie, de pouvoir assister à des transformations de ce genre.

Quand de nombreux faits analogues auront été observés sur diverses plantes, peut-être arrivera t-on à tirer des conclusions dont l'intérêt n'échappe à aucun de ceux qui s'occupent de sciences naturelles.

EXPLICATION DE LA PLANCHE 5.

Humulus Lupulus

Cette planche est la reproduction phototypique d'une partie de la liane fraîche prise à la partie supérieure de l'appareil végétatif. Réduction à 1/3 à peu près.

Quelques feuilles ont été enlevées aux deux nœuds supérieurs, afin de bien mettre en évidence les diverses inflorescences.

Les inflorescences désignées par les n^{os} 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 et 10 sont nettement et uniquement formées par des fleurs mâles.

Les cônes désignés par les n^{os} 11, 12, 13, 14, 15, 16 et 17, constituent des fleurs femelles normales.

Les numéros suivants 18, 19, 20, 21, 22, 23 et 24 montrent les inflorescences dont les pédoncules portent à la fois des fleurs mâles à la base et des fleurs femelles avec bractées à l'extrémité.

FLEURS ANORMALES D'*AGAVE AMERICANA* L.

par M. L. DUCAMP

Un pied d'*Agave americana* L. du jardin botanique municipal de Lille, a donné l'an dernier deux fleurs anormales qui méritent une description. Mais auparavant je raconterai son histoire; elle ajoutera quelques faits à la question de la floraison et de la multiplication de cette espèce, question qui a passionné les botanistes durant la période comprise entre 1855 et 1862.

Cet exemplaire était déjà très fort en 1877 ; c'est le seul renseignement que j'ai pu obtenir sur son âge. Il continuait à bien végéter, quand en 1900, le point de végétation s'est gâté. En septembre 1901, deux hampes florales s'élevèrent latéralement à mi-hauteur du tronc et dans une position nettement axillaire ; elles mesuraient la première 2m75, la seconde 2m50 ; les fleurs s'ouvraient. Une violente secousse donnée à la caisse de cette plante fit tomber ces deux hampes : ceci se passait fin septembre.

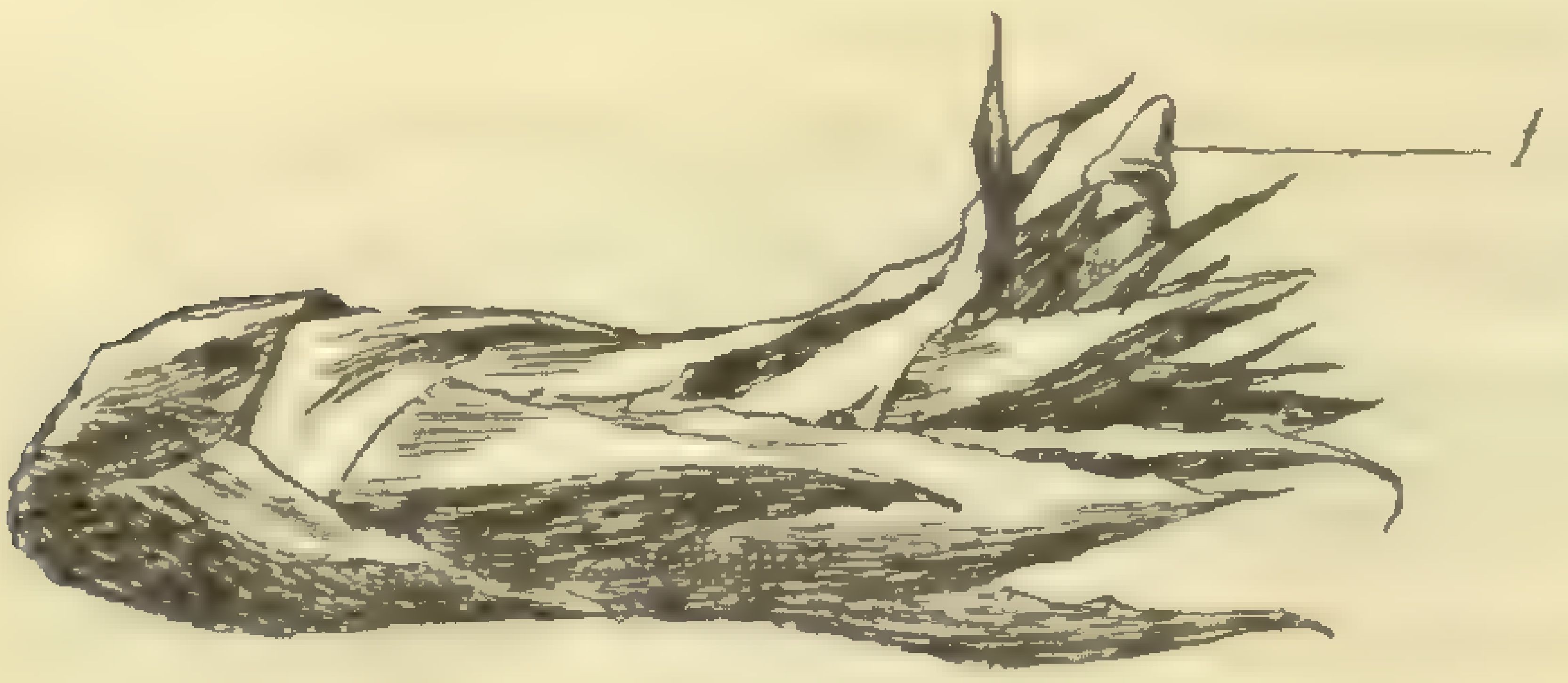


Fig. 1. — Stolon avec fleur du type binaire : *f*, bouton floral.

En août 1902, sept hampes florales nouvelles poussèrent encore latéralement. Voici leurs tailles respectives : deux de 1m50, deux de 1m20, une de 0m70. Il y eut un très grand nombre de fleurs, mais aucune d'elles n'a fructifié. Ces hampes ne sont pas complètement séchées; elles tiennent encore au tronc, mort actuellement.

Sept rejetons ont poussé à partir du commencement de juin 1903 et les feuilles de la base du tronc s'aplatissaient et se desséchaient ; deux d'entre eux portaient chacun une fleur monstrueuse (fig. 1 et 2).

La floraison de cet exemplaire d'*Agave* semble bien résulter d'un épuisement de la plante comme le disait Martins (1). Le même pied peut fleurir plusieurs fois ; bon nombre de botanistes l'avaient déjà observé, entre autres Kœnig-Warthausen (2), dont le cas est analogue à celui-ci. Des stolons peuvent même fleurir lors

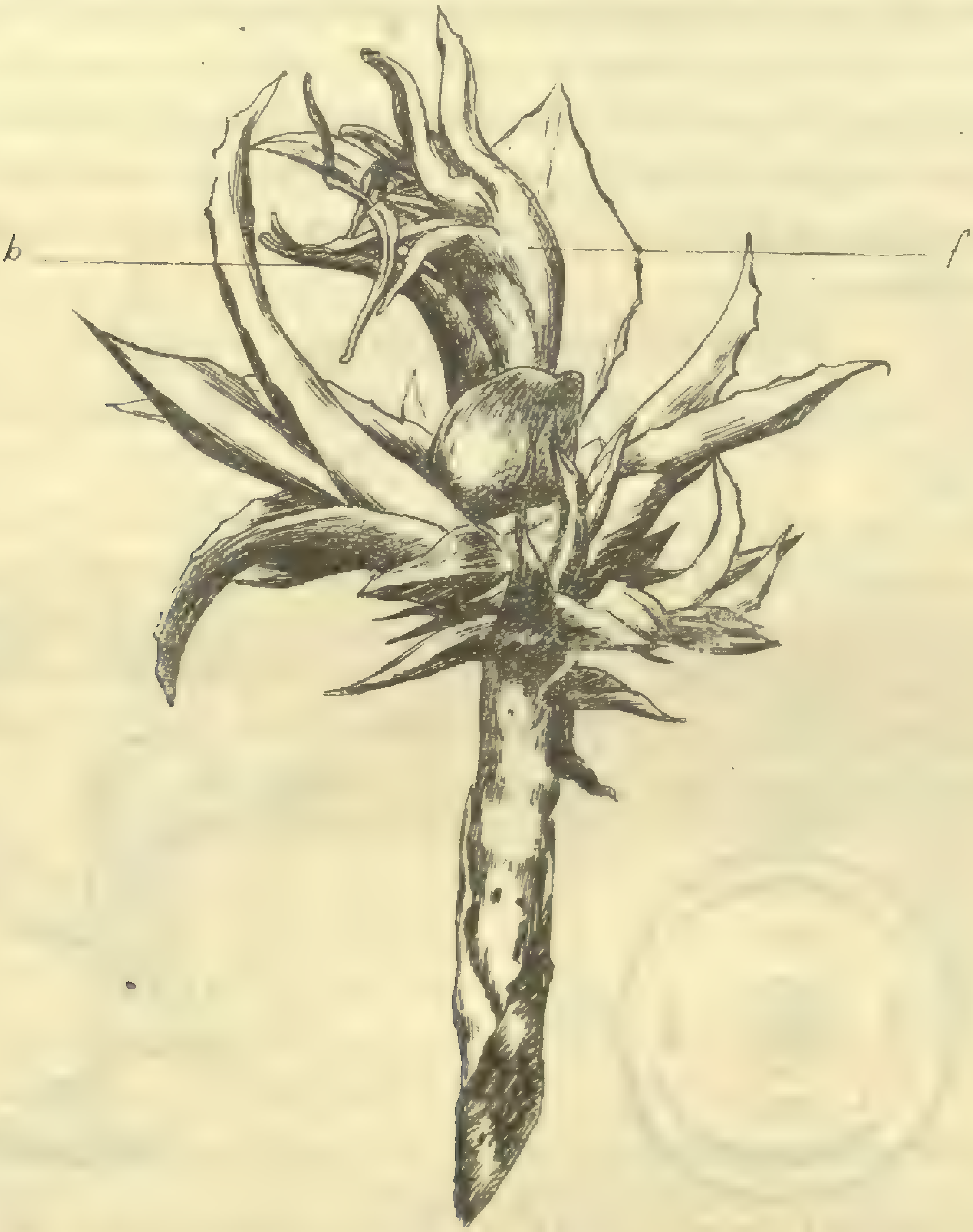


Fig. 2. — Pousse avec fleur spiralée : *f*, fleur : *b*, bractée.

qu'ils sont encore sur la plante-mère et quand celle-ci est encore en végétation.

Le fait le plus curieux dans l'histoire de cette plante est l'existence de ces deux stolons terminés par une seule fleur. J'ai consulté la littérature tératologique, aucun exemple ne rappelle ce qui suit :

---

(1) Martins : *Des circonstances qui peuvent déterminer la floraison de l'*Agave americana. (Bul. Soc. bot. Fr. VIII. Paris, 1861).

Sur la floraison simultanée de 1.500 Agave americana *dans les plaines de Mustapha, près Alger*. (Bul Soc. bot. Fr. IX. Paris. 1862).

(2) Kœnig-Warthausen : *Eine achtfach blühende* Agave americana. (Württembergische naturwissenschaftliche Jahreshefte. Stuttgart. 1856.

A. — L'un des stolons est très court et porte une fleur du type binaire (fig. 1). Les pièces périanthaires ressemblent à celles des fleurs ordinaires ; les étamines n'ont rien d'anormal. Le diagramme floral (fig. 3) indique le nombre et le rapport des pièces. On trouve deux sépales à disposition imbriqué, deux pétales valvaires alternant avec les précédents. Il y a quatre étamines correspondant à chaque pièce périanthaire, et deux loges à l'ovaire. La formule est la suivante :

$$F = 2\,S + 2\,P + 2\,E_s + 2\,E_p + 2\,C.$$

Les deux stigmates étaient inégaux ; le plus long égalait le style (fig. 4).

Cette fleur n'était pas encore bien épanouie quand j'ai détache le stolon pour l'étudier. Dans une loge de l'ovaire j'ai trouvé des ovules avec un nucelle peu développé, non enveloppé complètement par les deux téguments : ce nucelle comptait trois files cellulaires; la seconde loge présentait seulement des petits mamelons dans la région placentaire sans indication de téguments.

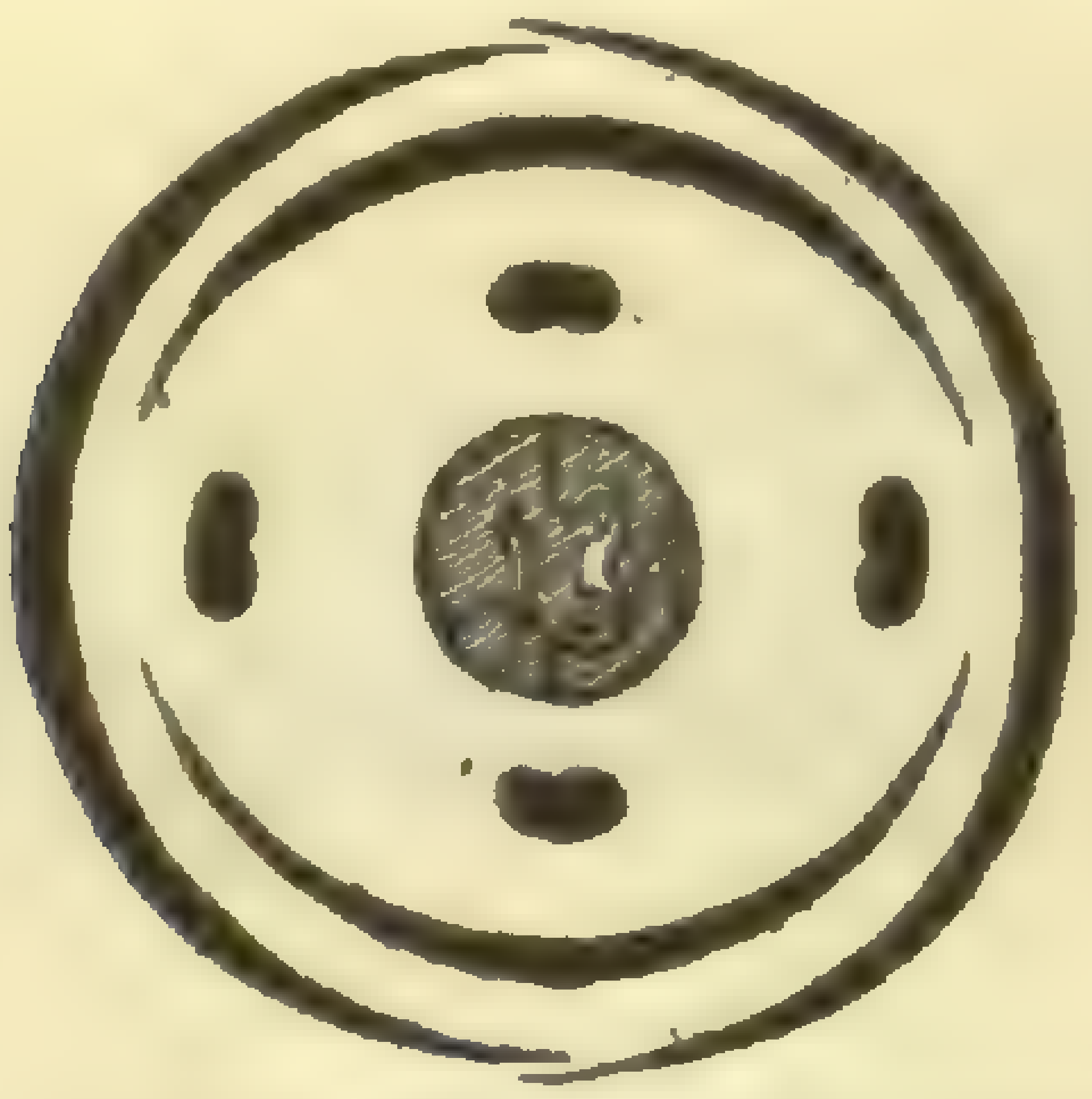


Fig. 3. — Fleur d'*Agave americana* L. : diagramme floral.

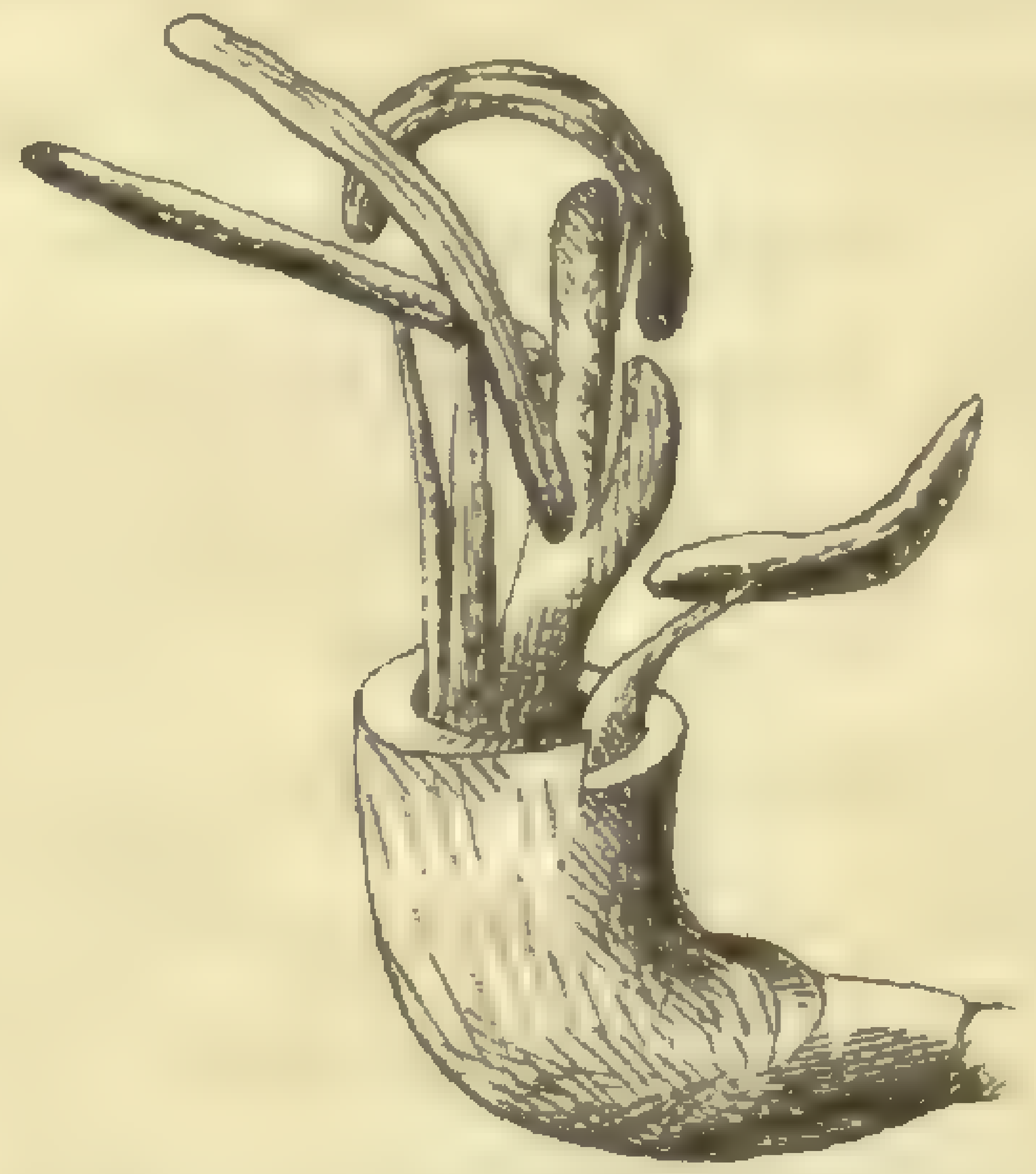


Fig. 4. — Fleur d'*Agave americana* L. du type binaire dont le périanthe a été enlevé.

La fleur avait un pédoncule très court non dégagé des petites feuilles qui terminaient le stolon ; celui-ci avait une position horizontale ; l'ovaire était fortement coudé. A quelle cause attribuer cette particularité ? Les fleurs des inflorescences normales d'*Agave americana* ont une position verticale ; aussi les pédoncules floraux composant les petites cymes du candélabre sont tous courbés. C'est là un fait constant. Est-il dû au géotropisme négatif ou à l'héliotropisme positif ? Jusqu'ici aucune expérience n'a été faite et aucune affirmation n'est permise ; cependant par l'allure des inflorescences normales on est tenté de conclure en faveur du géotropisme négatif. En raison de ce fait, dans cet exemple, le pédoncule étant trop court, la région ovarienne et la région d'insertion des pièces périanthaires ont participé à la coudure. Le sépale le plus externe avait son insertion hélicoïdale ; celle-ci commençait au-dessus de la bractée, c'est-à-dire à la base de l'ovaire et se terminait au niveau du sépale opposé, par conséquent au-dessus de l'ovaire.

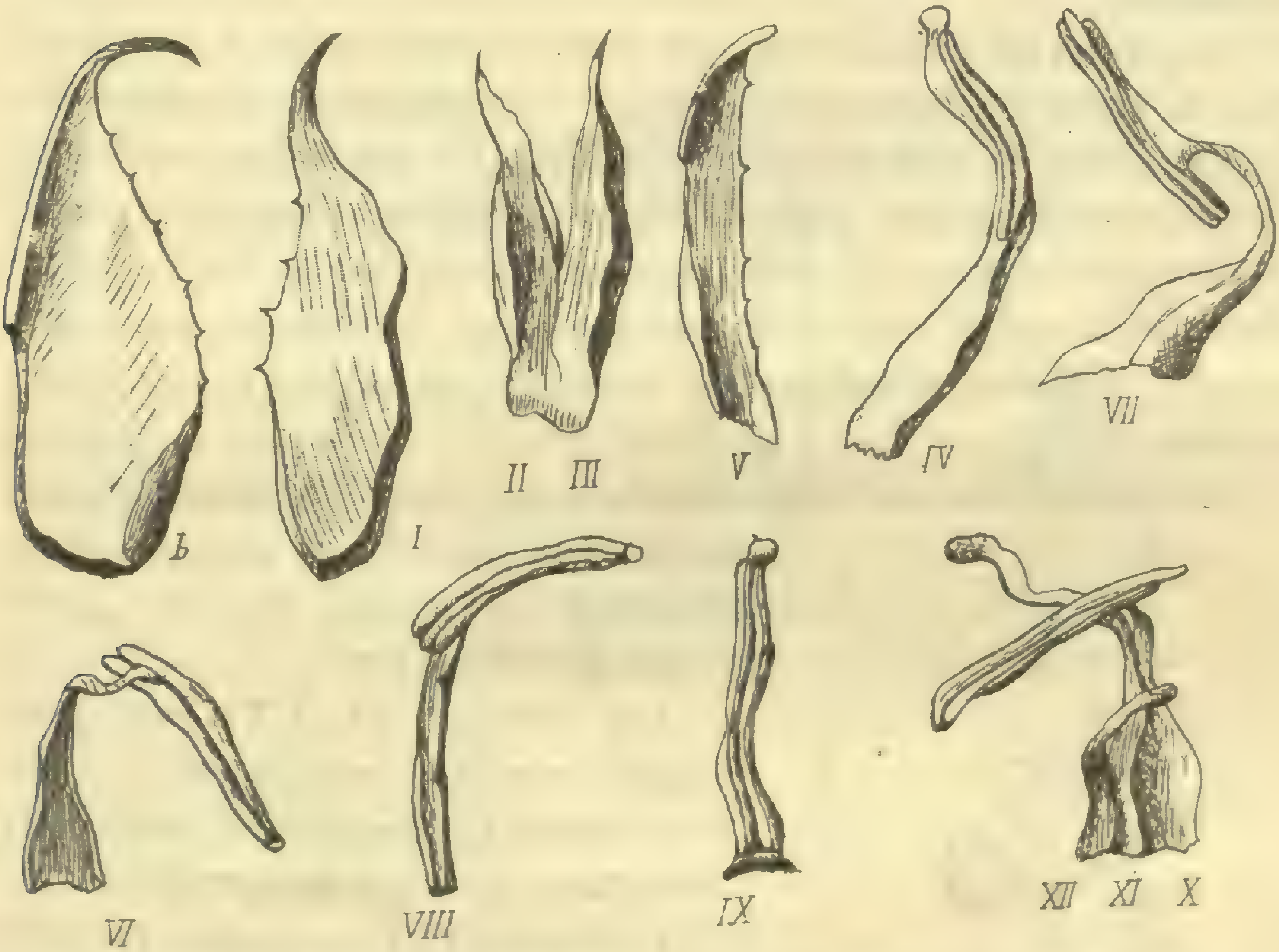


Fig. 5. — Les différentes pièces de la fleur spiralée d'*Agave americana* L.

Le type binaire a déjà été rencontré chez les Amaryllidées (1), mais il n'avait pas été observé, à ma connaissance, chez l'*Agave americana* L.

B. — La seconde fleur terminait un stolon présentant plusieurs rosettes de feuilles vers son extrémité (fig. 2). Elle est intéressante non seulement par la forme et l'insertion des pièces, mais encore par la constitution de l'ovaire.

---

(1) Dr Clos : *La Tératologie végétale et ses principes* (Mém. Acad. Sciences, Belles-Lettres et Inscriptions de Toulouse, 1891.)

La pièce *b* (fig. 5) est une bractée, car une bonne partie de son insertion se fait sous la bosselure marquant la limite inférieure de l'ovaire. Comme une feuille, elle présente des dents épineuses sur le bord situé vers la partie concave de la fleur ; par l'autre bord elle ressemble à une des bractées que portent les hampes florales normales.

La pièce I est moins large que la précédente ; elle a des dents vers le centre de courbure de la fleur et l'autre partie est pétaloïde.

Les pièces II et III ont l'aspect des pétales des fleurs normales.

La pièce V est vert glauque du côté gauche, celui-ci présente des dents épineuses ; le côté droit est pétaloïde ; sa partie supérieure est devenue jaune simulant une loge pollinique ; mais une coupe à ce niveau n'indique pas que l'on ait affaire à une demi-anthère.

La pièce IV est une demi-étamine ; son filet est assez large ; ses bords sont légèrement enroulés et le connectif se termine par une petite masse arrondie stipitée.

Les étamines VI et VII sont normales ; cependant cette dernière a son filet élargi à la base du côté postérieur, la partie antérieure est arrondie.

L'étamine VIII est insérée très bas sur l'axe floral ; son filet en gouttière porte deux dents sur l'un de ses bords.

L'étamine IX est sessile, à sommet arrondi et stipité.

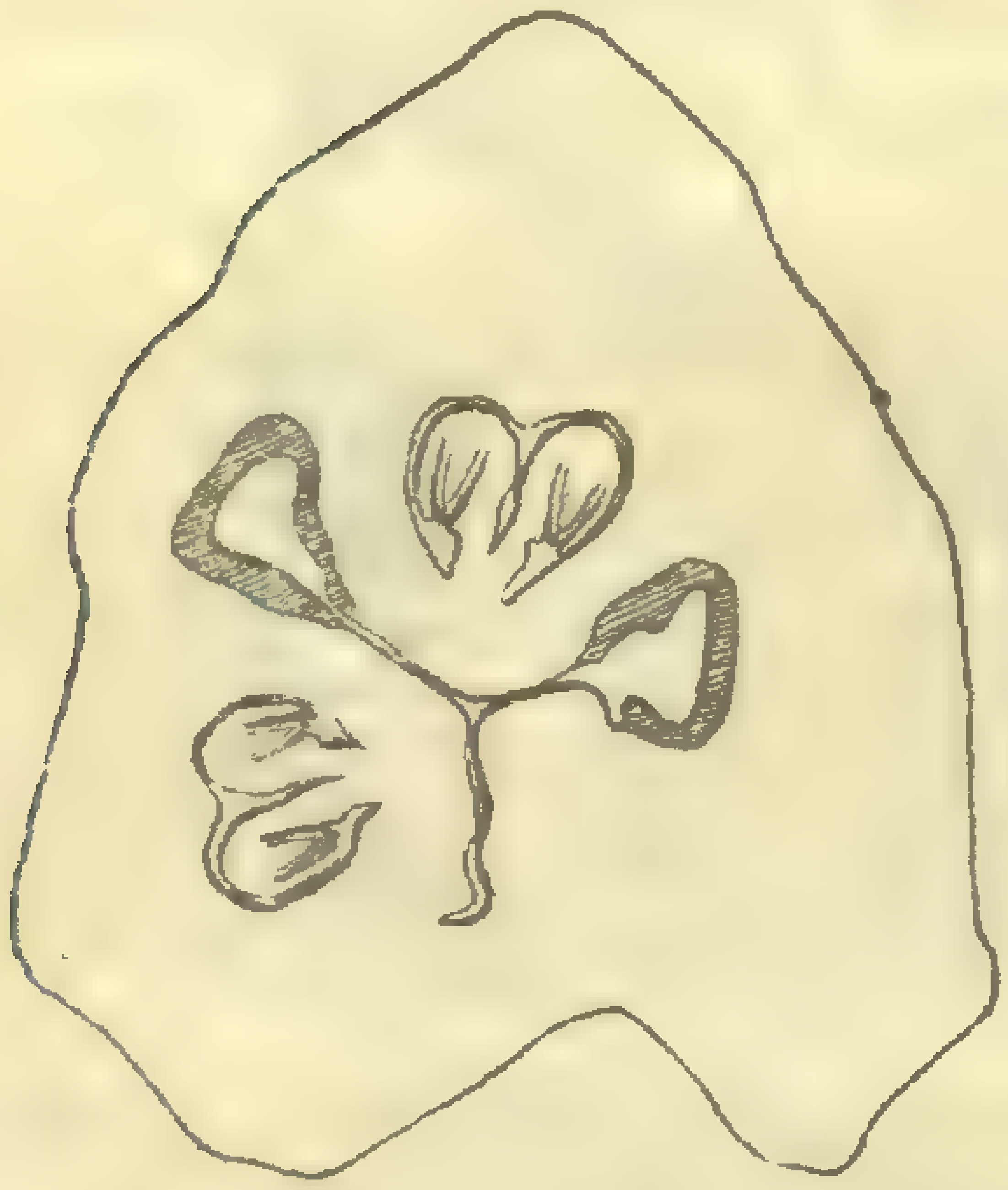


Fig. 6. — Section de l'ovaire de la fleur spiralée d'*Agave americana* L.

Les pièces X, XI et XII sont coalescentes à la base ; la première est soudée derrière la seconde ; celle-ci est adhérente à la troisième par son bord antérieur. Elles sont libres vers leur sommet. X porte à son extrémité une anthère : c'est une étamine. XI est terminé par un stigmate assez long. XII forme un stigmate mesurant le tiers du précédent.

De cet examen il résulte que nous avons affaire au cas de phyllomorphie de Morren (1) ou de phyllodie de Masters (2). Les pièces b et I forment un retour des pièces florales aux feuilles; V et VIII rappellent encore les feuilles par leurs bords épineux. Il y a en outre des termes de passage des pétales aux étamines (IV et V).

Étudions maintenant l'insertion des pièces florales. Les graphiques de la fig. 7 montrent que le périanthe composé de cinq pièces est distribué sur une hélice presque verticale allant de droite à gauche et dont le pas mesure un demi-centimètre. Les cinq étamines forment une autre hélice plus interne située dans le fond de la coupe formée par le périanthe; mais celle-ci va de gauche à droite. Ces deux courbes se rapprochent du centre; la seconde aboutit au stigmate postérieur. Il ne faut pas voir autre chose dans la coalescence des pièces X et XI. Cette fleur est donc un exemple de « spiralisme » (terme de nomenclature tératologique de Morren resté dans la science). C'est là un fait très curieux pour une monocotylédone.

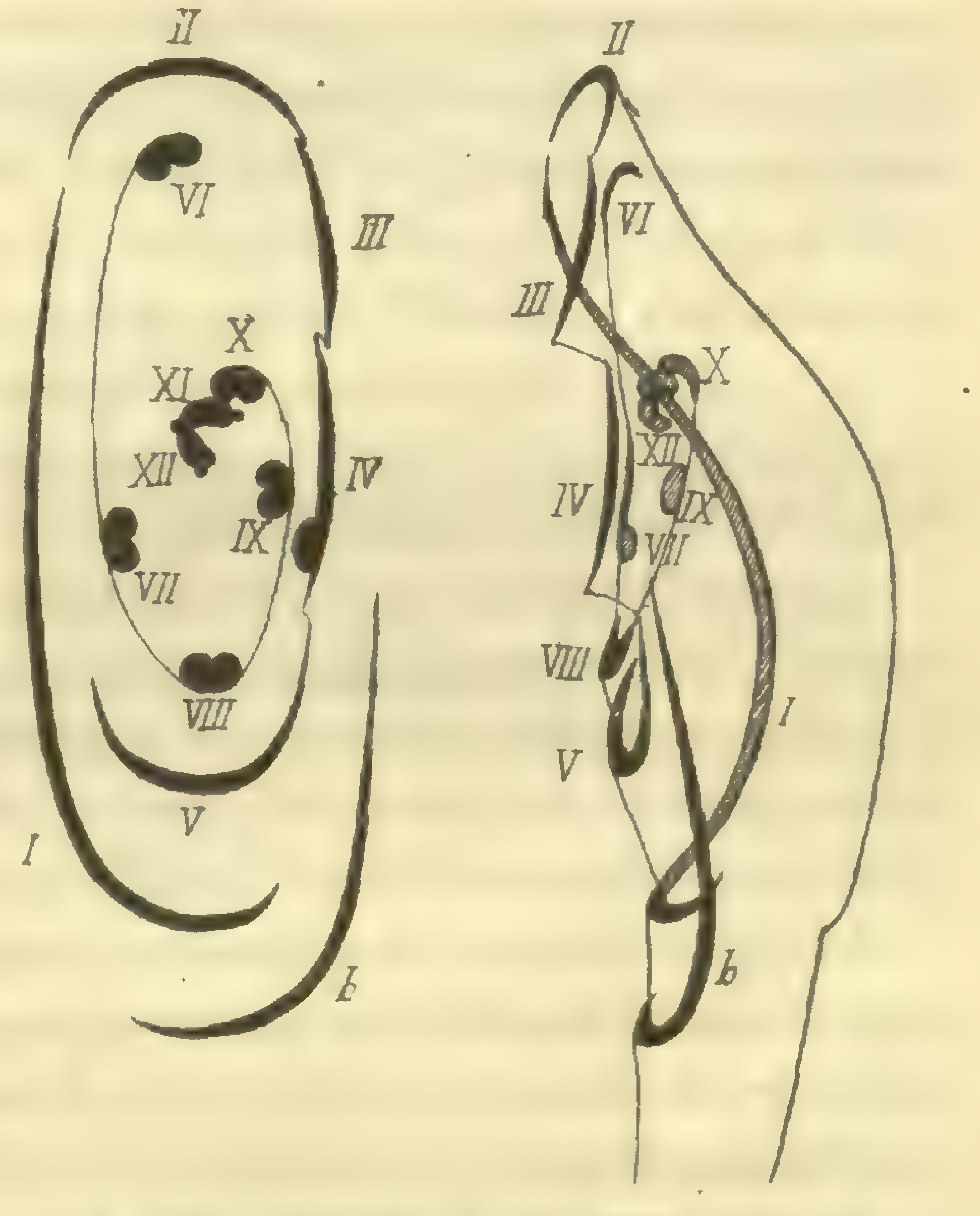


Fig. 7. — Graphique se rapportant à la fleur spiralée d'*Agave americana* L. Gr. = 2/1.

Par des coupes successives faites dans l'ovaire depuis l'insertion de la pièce V jusqu'au sommet, j'ai pu observer deux loges fertiles se terminant chacune par un pertuis situé à la base des deux stigmates vers le centre de la fleur. Ces deux loges contenaient chacune deux rangées d'ovules anatropes bitégumentés avec sac embryonnaire développé; ils s'inséraient dans l'angle interne des loges (fig. 6). On remarquait dans ces sections ovariennes trois autres cavités dont les parois étaient tapissées par des cellules sécrétrices ; dans les deux grandes cavités, celles-ci avaient terminé leur fonctionnement, tandis que dans la troisième elles produisaient une matière jaunâtre sucrée. Cet ovaire possédait donc trois glandes septales. Elles débouchaient par un petit orifice un peu au dessus de la base des deux stigmates et dorsalement ; la position de ces ouvertures a été indiquée par un point noir dans le diagramme floral (fig. 7). Les coupes comprises entre les insertions inférieures des pièces I et V montraient dans la région centrale trois groupes de faisceaux libéro-ligneux ; deux comprenaient de nombreux faisceaux qui entouraient complètement les loges ovariennes au niveau de la pièce V ; le troisième comptait seulement cinq faisceaux : ces derniers se continuaient plus haut dans la partie comprise entre la glande septale linéaire antérieure et la glande septale droite.

---

(1) **Morren** : *Clusia* (1852-1874).

(2) **Masters** : *Vegetal Teratology*.

En réalité cet ensemble de faisceaux constituait la trace du troisième carpelle. C'est le manque de place qui a empêché celui-ci de se développer complètement.

En résumé, deux faits ont contribué à modifier d'une façon si étrange cette fleur d'*Agave*, la courbure et la compression. Le premier semblerait être un fait de géotropisme négatif, comme il a été dit dans le cas précédent. Dans cet exemple, la courbure ne s'est pas manifestée sous la fleur ; cette dernière y a participé totalement.

Le phénomène de compression a été produit par les feuilles de la base ; celles-ci présentaient des gaînes larges qui, s'entrecroisant, ont serré fortement le pédoncule et surtout la fleur pendant son développement.

L'action combinée de ces deux facteurs a amené le spiralisme des pièces. Ceci viendrait infirmer l'opinion des auteurs prétendant que les actions mécaniques ne peuvent jamais produire le spiralisme des organes.

ÉTUDES
SUR LES
MYCORHIZES ENDOTROPHES

par **I. GALLAUD** *(Suite)*

(Planches I à IV).

CHAPITRE II

ÉTUDE DES DIFFÉRENTS ORGANES DE L'ENDOPHYTE

§ 1. — LE FILAMENT MYCÉLIEN

Le *filament mycélien* est la partie la plus volumineuse de l'endophyte, sinon celle qui joue le principal rôle. Il se présente avec des caractères variables d'une plante à l'autre, mais à y regarder de près ces différences ne sont pas fondamentales et sont plutôt quantitatives que qualitatives.

En particulier, les *dimensions transversales moyennes*, constantes dans une même espèce de plante infestée, varient beaucoup d'une plante à l'autre. Les plus grandes largeurs que j'ai constatées atteignent 12 µ dans la Ficaire et le *Sequoia* et parfois, mais exceptionnellement 25 µ dans *Angiopteris Durvilleana* et certains *Allium*. D'une façon générale les filaments sont plus gros dans les Monocotylédones que dans les Dicotylédones. C'est parmi ces dernières que j'ai constaté les filaments les plus fins (2 µ, 5 au maximum) dans le *Vincetoxicum officinale*.

A partir du point de pénétration, la largeur des filaments va en décroissant à mesure que le nombre de leurs ramifications augmente et qu'ils pénètrent plus avant dans l'intérieur de l'écorce. C'est ce qui se produit notamment pour tous les endophytes des séries de l'*Arum*, du *Paris*, et des Hépatiques. Au contraire, dans les endophytes du type *Orchidée*, la dimension des filaments, si elle varie suivant la nature des cellules (Pilzwirthzellen ou Verdauungszellen), ne décroît pas progressivement ; elle est la même dans les dernières cellules infestées que dans les premières. Cette particularité tient au mode de développement du champignon des Orchidées. Celui-ci, en effet, se ramifie rarement, car un même peloton est formé d'un seul ou d'un petit nombre de filaments qui se répandent ensuite dans les cellules voisines. Ce n'est que dans quelques cellules (Verdauungszellen) que le filament principal enroulé donne des ramifications toujours portées par de courts rameaux latéraux. Les extrémités libres et croissantes du mycélium ne se résolvent jamais en fines ramifications et n'arrêtent jamais ainsi leur marche en avant. Cela explique que les Orchidées, malgré le nombre souvent très-restreint des points de pénétration, puissent être toujours largement infestées, alors que les plantes des autres types, qui sont infestées beaucoup plus souvent à partir de l'extérieur, renferment une quantité bien moindre de mycélium. Ajoutons que la croissance lente et la pérénnité des racines d'Orchidées favorise beaucoup ce mode de développement, impossible dans les autres racines qui disparaissent vite et où, par contre, l'endophyte se développe très rapidement.

L'aspect de la membrane se modifie également suivant les régions de la plante. Dans la portion libre du champignon, la membrane est toujours de couleur brune et d'une épaisseur relative généralement très grande. Elle est fortement imprégnée de cutine et prend vivement tous les colorants des substances azotées, au point de devenir très opaque, ce qui rend difficile l'étude de son contenu. Elle conserve sa couleur brune et sa grande épaisseur dans les premières assises des plantes envahies (assise pilifère, assise subéreuse) mais très rapidement elle devient hyaline et reprend une épaisseur normale. Elle reste d'ailleurs imprégnée de cutine pendant longtemps encore, car les colorants des matières azotées, en particulier ceux des noyaux, se fixent énergiquement sur elle, de moins en moins d'ailleurs à mesure que le filament s'enfonce plus profondément dans la racine. Sur les parties les plus jeunes, la cutine ne s'est pas encore formée et c'est là seulement que l'étude cytologique précise du contenu du champignon est possible, car les colorations des noyaux et du protoplasme n'y sont pas masquées par celles de la membrane.

C'est sur ces filaments jeunes qu'il convient de faire l'étude de la *constitution chimique de la membrane*, car elle n'a pas encore subi de transformations secondaires. Pour faire cette étude, j'ai utilisé quelques-unes des réactions de coloration indiquées par Mangin (88, 91, 92, 95, 96, 99). Tous les endophytes sur lesquels j'ai opéré, ceux de l'*Arum maculatum*, de différents Ails, du *Ruscus aculeatus*, de la Ficaire, du *Viola sylvestris*, du *Fegatella conica*, du *Limodorum abortivum*, m'ont donné nettement avec le rouge de ruthénium, la réaction des composés pectiques. Par contre, aucun d'eux ne renferme de cellulose, ainsi que je m'en suis assuré par l'action de l'acide phosphorique iodé après traitement par l'hypochlorite de sodium ou par la potasse, en solution alcoolique concentrée. Les membranes des champignons plus ou moins gonflées par ces derniers réactifs se colorent en jaune brun tandis que les parois des cellules hôtes prennent une teinte bleue violacée. Cependant il faut faire exception pour la partie centrale des corps de dégénérescence du *Limodorum* qui se colorent en bleu pâle, indice de la présence de la cellulose.

Outre les composés pectiques la membrane renferme aussi de la callose ou des corps voisins. C'est à cette propriété que les myséliums doivent de prendre énergiquement le bleu coton, ce qui permet de déceler facilement leur présence dans les tissus. Il est à remarquer cependant que cette propriété de fixer le bleu coton ne persiste pas après le traitement à l'hypochlorite de sodium et que les coupes traitées par la potasse se colorent moins vivement que les coupes fraîches.

En somme la *membrane des endophytes* se montre *formée de callose et de composés pectiques sans cellulose.* On sait que Mangin a montré que la cellulose existe dans les Saprolégniées et les Péronosporées, que la callose manque dans les Mucorinées, les Ustilaginées, les Urédinées et quelques Basidiomycètes; au contraire la callose est associée aux composés pectiques dans les Ascomycètes et beaucoup de Basidiomycètes. C'est donc parmi ces deux derniers groupes qu'il convient de rechercher les espèces libres qui donnent des endophytes.

Les *cloisons transversales* existent dans beaucoup d'endophytes mais elles y sont assez rares et surtout n'y sont pas pas distribuées d'une façon régulière. Elles ne peuvent donc guère servir à déterminer la nature taxonomique de l'endophyte ainsi que l'a déjà fait remarquer Shibata (02) à propos de celui du *Psilotum*. Ce caractère très important pour les champignons filamenteux en général et très constant, devient éminemment variable dans les endophytes et dépend dans une étroite mesure de leur genre de vie. On constate en effet que les portions libres des filaments, appliquées à la surface des racines, sont fréquemment cloisonnées et d'une façon régulière. Cela semble indiquer que la forme libre appartient à une espèce normalement cloisonnée. Parfois cette propriété s'exagère en quelque sorte et il en résulte généralement à l'intérieur de l'assise superficielle des racines la formation d'un pseudo-parenchyme analogue à celui que j'ai représenté pour l'*Allium sphærocephalum* (Pl. I, fig. 11), et signalé pour un grand nombre d'autres plantes. Mais, à mesure que le champignon pénètre plus avant dans la racine, il semble perdre la propriété de former des cloisons transversales. Elles deviennent en effet très rares dans les portions profondes du mycélium, même dans le cas où elles étaient assez fréquentes au voisinage de la surface, comme dans le *Psilotum* et la plupart des Orchidées.

A la vérité, on rencontre, même dans la profondeur des tissus, des cloisons parfois nombreuses, mais elles n'ont pas une origine normale. Elles se forment toujours au voisinage des filaments dont le contenu protoplasmique a disparu et isolent ainsi du reste du filament sain et vivant la portion vide et morte. Ces cloisons sont analogues aux fausses cloisons des Mucorinées dont la formation suit les déplacements du protoplasma dans le tube mycélien et isole ce protoplasma de la région abandonnée. C'est à des déplacements de ce genre qu'il faut rapporter l'origine des cloisons courbes à convexité tournée vers le point végétatif que j'ai signalées dans le *Sequoia* (fig. 7).

J'ai cherché à étudier *l'endophyte en dehors de la racine*, dans sa portion libre. Cette étude présente une grande importance. Pour les mycorhizes endotrophes, en effet, les rapports du champignon avec l'extérieur ne peuvent se faire que par les filaments qui viennent du dehors et sont répandus dans l'humus. Malheureusement, il est impossible à cause de la finesse des filaments de s'assurer de leur continuité avec ceux qu'on rencontre au voisinage des racines. Malgré les plus grandes précautions, ils se rompent bientôt et on ne peut jamais avoir que de faibles fragments libres dont on soit sûr de l'identité avec le mycélium interne. Cependant, il m'est arrivé d'isoler sans les rompre des longueurs de mycélium assez grandes. La grosseur du filament, ses nombreuses ramifications, son allure générale aux points rompus, font penser qu'il s'étend encore beaucoup plus loin et on peut affirmer que le développement du champignon dans l'humus est supérieur ou au moins égal à celui qu'il prend dans l'intérieur des racines.

L'étude des portions de filaments libres attachés à la surface des racines et restant en continuité avec ceux de l'intérieur est difficile. Les colorants du protoplasma et des noyaux se fixent énergiquement sur les membranes, toutes fortement cutinisées et épaissies. Cependant des portions d'hyphes moins différenciées, rencontrées assez souvent, m'ont permis de constater avec certitude l'absence de protoplasma et de noyaux en bon état. Ces régions du mycélium sont donc mortes et il faut en conclure que si quelques relations d'échanges subsistent entre la partie extraradiculaire du champignon et sa partie interne, elles sont rares et difficiles.

C'est là un point important sur lequel j'aurai à revenir.

Il y a peu à dire sur les *modes de ramification* des différents endophytes. J'ai déjà signalé que les endophytes du type Orchidée se ramifient peu et donnent seulement des ramifications latérales dans les Verdauungszellen. Par contre, dans les autres mycorhizes les branches principales de croissance se ramifient souvent mais sans obéir à une loi régulière qui pourrait donner des indications sur la nature du champignon. Il semble que ce soient les conditions spéciales de la vie du mycélium qui déterminent la formation de nouvelles branches plutôt que des causes tenant à sa nature propre. Le fait est très net dans le cas des endophytes parcourant les méats. Si le méat reste très étroit et sans communications latérales avec les voisins, comme il arrive souvent pour ceux qui sont parallèles à l'axe des racines, le filament reste simple, s'allonge beaucoup, et va porter l'infection très loin du point de pénétration. Si un nouveau méat vient aboutir dans le premier, par exemple un méat orienté radialement, le filament y détache aussitôt une branche latérale qui va étendre l'infection en profondeur ; de même si un méat s'élargit brusquement, le filament simple jusqu'alors, y loge de nouvelles branches, parfois en grand nombre. La figure de la page 21 représente un de ces cas où les branches latérales se multiplient dans un espace élargi. Dans le cas d'un mycélium intracellulaire, on observe généralement que chaque filament se ramifie dès son entrée dans une cellule, comme si la quantité nouvelle de nourriture qu'il y trouve favorisait cette multiplication des branches. Cette dernière est portée au maximum quand il y a formation d'un arbuscule.

Une production tout à fait particulière des filaments des mycorhizes du type *Arum*, et qui me parait bien spéciale aux champignons endophytes, est la formation des *expansions lamellaires* latérales que j'ai déjà décrites pour l'*Arum maculatum*. On retrouve ces expansions avec les mêmes particularités plus ou moins accentuées sur tous les endophytes de cette même série.

Je ne les ai jamais remarquées que sur le mycélium extracellulaire des mycorhizes, et n'ai jamais pu en voir sur les mycélium des vrais parasites, même sur ceux qui se développent dans des conditions identiques, c'est-à-dire dans les méats des plantes attaquées.

Les soudures de membranes fréquentes entre ces expansions lamellaires ne doivent pas nous étonner ; elles sont analogues à celles qui se produisent dans beaucoup de champignons entre tubes germinatifs voisins. Elles rappellent aussi, par plus d'un point, les anastomoses singulières qu'on observe dans les membranes des champignons ectotrophes lorsqu'ils s'insinuent entre les cellules de l'assise pilifère pour former cette sorte de réseau si caractéristique que Drude (73) et Kamiensky (81) ont signalé dans le *Monotropa* et que Sarauw (04) a appelé le *réseau d'Hartig*. Ces soudures montrent que, au point où elles se produisent, le champignon est encore jeune, et que sa membrane, encore très plastique et en voie d'allongement, n'a pas subi les transformations qui l'immobilisent dans sa forme et la rendent incapable d'accroissement.

L'étude cytologique du contenu mycélien ne peut se faire commodément que sur les extrémités des jeunes hyphes, où les membranes ne sont pas encore cutinisées. Partout ailleurs la coloration intense des membranes sous l'influence des réactifs nucléaires masque plus ou moins celle des noyaux et du protoplasme.

Dans les hyphes jeunes le protoplasme, sans vacuoles, remplit le tube mycélien. Sur les matériaux fixés au Flemming il prend nettement l'aspect réticulé. Dans les hyphes plus âgées il renferme des vacuoles et contient souvent des gouttelettes de substances grasses très réfringentes sur les coupes fraîches et noircissant par l'effet des réactifs osmiques.

Le noyau présente des caractères constants pour tous les endophytes que j'ai examinés appartenant aux différentes séries. Ses dimensions oscillent entre 2 et 3 μ. A l'état jeune il est pourvu d'une fine membrane nucléaire (Pl. IV, fig. 48).

A l'intérieur de cette membrane on remarque un nucléoplasme homogène, renfermant quelquefois une vacuole d'apparence plus claire et un nucléole arrondi qui prend fortement les colorants basiques (fuschine, hématoxyline). Le reste du noyau est acidophile et se colore en vert pâle par le vert-lumière. Je n'ai jamais pu mettre nettement en évidence sur ces noyaux jeunes l'existence de filaments chromatiques. Quelquefois cependant on aperçoit contre la membrane nucléaire un granule fortement coloré qui est peut-être formé de chromatine (Pl. III, fig. 38).

Le noyau ne reste pas longtemps au stade que je viens de décrire. A mesure qu'il avance en âge, il paraît subir des transformations. On constate d'abord que la membrane nucléaire n'est plus visible. Le nucléole apparaît seul nettement au milieu d'une aréole plus claire. A un stade plus avancé on n'aperçoit plus qu'une masse fortement colorable par les réactifs nucléaires et qui est sans doute de la chromatine (Pl. I, fig. 6 et Pl. IV, fig. 39). Primitivement acidophile, le noyau est donc devenu basophile. La forme et la dimension de ces masses chromatiques est assez irrégulière et rappelle les formes amiboïdes quelquefois décrites pour les noyaux des champignons filamenteux. Ces diverses transformations ne se produisent jamais que dans les filaments déjà âgés et ayant subi un commencement de cutinisation.

Dans les stades jeunes on constate souvent que les noyaux sont associés par deux (Pl. IV, fig. 48). Il s'agit sans doute de noyaux qui viennent de se diviser. Toutefois je n'ai jamais vu de division assez nettes pour pouvoir dire suivant quel mode elles se font.

§ 2. — Les Vésicules

Les *vésicules* constituent un des organes les plus répandus parmi les endophytes. Sur 68 plantes étudiées, Janse n'a constaté leur présence que dans 28 d'entre elles, mais il reconnaît qu'elles sont parfois assez rares pour avoir échappé à ses recherches. Je les ai rencontrées pour ma part dans toutes les mycorhizes que j'ai étudiées, excepté cependant dans celles des Orchidées. De même aucun observateur n'en signale dans ces dernières plantes, souvent étudiées cependant, sauf Mollberg (84) qui en a vu dans *Epipactis* et *Platanthera*. J'ai étudié avec beaucoup de soin de nombreuses racines d'*Epipactis latifolia* sans en trouver non plus, mais je ferai remarquer qu'elles existent dans le *Tamus* et le *Psilotum*, dont les endophytes sont très voisins de ceux des Orchidées. On peut donc affirmer que les *vésicules constituent un organe normal des endophytes* et qu'il n'y a pas de mycorhizes qui en soient dépourvues d'une façon constante, sauf peut-être dans les Orchidées.

Les vésicules peuvent être *extracellulaires* ou *intracellulaires*. Il ne semble pas qu'il faille de ce chef établir de distinction entre elles, car elles ont les mêmes caractères. D'ailleurs il est assez fréquent de voir le même endophyte et parfois le même filament donner des vésicules des deux sortes. C'est ce qu'on constate dans les *Ranunculus* (*R. Flammula*, *R. Chœrophyllos*, *R. auricomus*). De même Janse a vu des vésicules des deux catégories dans le *Turpinia* et l'*Echinocarpus*.

Les vésicules, surtout celles qui se développent dans les méats, sont presque toujours *terminales* (Pl. I, fig. 12). Elles se forment de la façon suivante : un filament cesse de s'accroître en longueur et se gonfle en massue à son extrémité. Dans cette partie renflée s'accumule un protoplasme très dense et les noyaux s'y multiplient rapidement par division (Pl. III, fig. 29 et 30). La massue terminale se renfle peu à peu en sphère si la largeur du méat le permet, sinon les parois de la vésicule s'accolent à celles du méat et le distendent progressivement. Il en résulte une vésicule de forme plus ou moins allongée et arrondie aux extrémités. Le protoplasme qui la remplit, d'abord homogène, devient vacuolaire, puis apparaissent des matières de réserve formées surtout par de l'huile, qui noircit fortement sur les coupes fixées au Flemming. En même temps, la membrane s'épaissit et brunit. Très souvent aussi la vésicule isole son contenu du reste du filament par une cloison.

La croissance du filament, qui a donné ainsi une vésicule, est arrêtée et il ne s'allongera plus que par ses branches latérales. Mais il peut arriver que la vésicule, avant l'épanouissement de sa membrane, bourgeonne en un point quelconque de sa surface et donne un filament qui continuera le premier. Souvent, à cause de la forme du méat, ce filament naît au point diamétralement opposé à celui où aboutit le filament initial, et alors la vésicule parait être intercalaire et résulter du renflement du filament en un point de son parcours. Souvent plusieurs vésicules se forment ainsi à la suite les unes des autres, mais chacune d'elles est bien terminale à l'origine et ne devient intercalaire que plus tard.

Dans le cas des vésicules intracellulaires il est rare que ce soit le filament principal qui a pénétré dans la cellule qui donne une vésicule; elles se forment de préférence sur des rameaux latéraux qu'elles terminent. Généralement, elles sont de plus petite taille que les vésicules intercellulaires et touchent rarement les parois de la cellule qui les contient. Elles sont plongées dans le protoplasme et dans ce milieu à demi liquide elles supportent des pressions égales dans tous les sens qui leur font prendre une forme sphérique presque parfaite. Toutefois, lorsque des vésicules très grosses sont logées dans de petites cellules, comme c'est le cas pour l'Anémone, la Ficaire ou la Parnassie (Pl. I, fig. 12) ou lorsqu'il s'en produit plusieurs dans la même cellule, la forme de la vésicule peut s'écarter beaucoup de celle d'une sphère. Parfois même la forme des vésicules est très compliquée sans qu'il soit possible d'invoquer aucune des raisons physiques précédentes pour l'expliquer. C'est ce qui se présente souvent dans le *Viola sylvestris* (Fig. 5).

Il peut aussi se faire que certaines vésicules soient nettement de formation *intercalaire* et résultent de renflements locaux du filament. Elles existent alors souvent en très grand nombre serrées les unes contre les autres et prennent les formes les plus variées. Elles présentent d'ailleurs dans leur formation les mêmes particularités que les vésicules intercellulaires : abondance des noyaux résultant de leur division rapide, protoplasme dense à l'origine puis vacuolaire, enfin accumulation de réserves qui remplissent la vésicule pendant que ses parois s'épaississent et se cutinisent.

On rencontre fréquemment dans les endophytes intracellulaires, aussi bien que dans ceux qui sont intercellulaires, des renflements tantôt intercalaires, tantôt terminaux, qui sont entièrement vides (Pl. I, fig. 14). Leurs parois très minces sont affaissées et plus ou moins plissées comme celles d'un ballon dégonflé ; le filament mycélien auquel ils se relient est également vide. Il s'agit évidemment ici de vésicules n'ayant pas encore achevé leur évolution et dont le contenu après s'y être accumulé quelque temps a été résorbé et utilisé par le champignon.

La *répartition des vésicules* dans les différentes parties de la racine est très variable ; elles se forment un peu partout dans le parenchyme cortical depuis les cellules infestées les plus superficielles jusqu'aux plus profondes. Dans la même racine d'ailleurs il n'est pas rare de rencontrer des points où presque tout le parenchyme infesté est occupé par des arbuscules ou des sporangioles tandis que dans un segment suivant ce sont les vésicules qui dominent. Tel est le cas de l'*Arum Arisarum* où parfois les vésicules s'accumulent en très grand nombre en un point d'une racine et sont presque absentes dans le voisinage. Il en est de même dans le *Parnassia palustris* (Pl. I, fig. 12). Janse a signalé pour le *Selaginella* des cas de semblables accumulations de vésicules. Aussi la distinction en régions qu'il établit pour les racines infestées, et dont une est justement fondée sur la localisation précise des vésicules, me parait peu justifiée. Il n'y a guère que dans les endophytes du type *Paris* que les vésicules semblent se grouper dans des assises bien déterminées et encore cette localisation n'a rien d'absolu et souffre de nombreuses exceptions.

En dehors des sortes de vésicules précédentes qui présentent entre elles la plus grande analogie il existe certains organes que j'ai appelés aussi vésicules et qui semble cependant en différer notablement, ce sont les renflements du *Psilotum* et du *Colchicum*.

Ceux du *Psilotum* ont déjà été étudiés par Janse (97), Bernatsky (99) et Shibata (02). Janse constate à leur intérieur la présence de corps albuminoïdes très réfringents et c'est sans doute pour cette raison qu'il hésite à les considérer comme des vésicules. Bernatsky y voit des sporanges arrêtés dans leur évolution. Shibata a suivi avec soin la formation de ces organes : ils naissent comme les autres vésicules par renflement terminal ou intercalaire d'une hyphe où s'accumulent du protoplasme et des matériaux de réserve et où les multiplications de noyaux sont nombreuses. Plus tard les membranes s'épaississent et on constate à l'intérieur la présence de matières huileuses. Il s'agit donc bien de vésicules ordinaires. Elles sont parfois très abondantes, accumulées en grand nombre dans des cellules spéciales qu'elles remplissent presque complètement, mais on les rencontre aussi isolées dans les Pilzwirthzellen et même dans les Verdauungszellen.

Cette abondance des vésicules dans un endophyte que toutes ses autres particularités rapprochent étroitement de celui des Orchidées est très remarquable. Elle montre que les mycorhizes d'Orchidées malgré les nombreux caractères spéciaux aux champignons qui les habitent ne sauraient être mises entièrement à part des autres.

Les vésicules du *Colchicum automnale* (Pl. II, fig. 20, 21, 22 et 23), tout à fait semblables à celles que Janse a fait connaître pour le *Disporum*, s'éloignent davantage du type ordinaire des vésicules des autres endophytes. Leur localisation bien précise sur des filaments particuliers et dans une assise de cellules déterminées de la plante, leur mode spécial d'évolution semblent en faire un organe à part. Ces différences ne sont cependant pas capitales. La localisation des vésicules pour être moins précise que dans le *Colchicum* est réalisée dans beaucoup d'endophytes du type *Paris*. Le renflement apical d'un filament donnant une vésicule est aussi le cas le plus fréquent dans toutes les mycorhizes. Enfin les organes singuliers du *Colchicum* après s'être gonflés et remplis de matières nutritives se vident et s'affaissent comme le font beaucoup de vésicules typiques. Si donc ils présentent quelques particularités morphologiques qui les mettent un peu à part on peut néanmoins considérer que l'ensemble de leurs caractères doit les faire ranger à côté des vésicules typiques.

Il est difficile de dire quelles sont les *causes qui provoquent la formation des vésicules*. D'une façon générale un endophyte ne forme des vésicules que lorsqu'il est déjà bien développé dans la plante et après qu'il a déjà envoyé des arbuscules ou formé des sporangioles dans les cellules profondes. A mesure que la saison avance le nombre relatif des vésicules augmente et c'est lorsque le champignon a atteint son maximum d'extension qu'elles sont le plus abondantes. Le fait est très net pour les endophytes des Liliacées dont les racines meurent chaque année et pour les *Arum* qui sont dans le même cas : les vésicules sont toujours plus nombreuses dans les racines qui commencent à s'altérer que dans les jeunes racines où l'infection est récente.

On a déjà beaucoup discuté sur la *nature morphologique et le rôle physiologique des vésicules*. Quelques auteurs ont cru y reconnaître des organes reproducteurs. Bruchmann pense que l'endophyte du *Lycopodium annotinum* est un *Pythium* et regarde les vésicules comme des oogones ; Gœbel pour le *Lycopodium inundatum* croit que ce sont des chlamydospores (Dauerconidien) d'un *Pythium* ; Bernatsky, reconnaît dans les vésicules du *Psilotum* des sporanges arrêtés dans leur développement et les identifie avec les sporanges qu'il a .obtenus sur un *Hypomyces* retiré du *Psilotum*. Mais les raisons pour lesquelles tous ces auteurs pensent pouvoir rapprocher les endophytes d'espèces de champignons bien déterminées sont très contestables et par suite aussi l'homologation des vésicules avec leurs organes de reproduction.

La plupart des auteurs qui se sont attachés plus spécialement à l'étude des vésicules les regardent plutôt comme des organes de réserve, des sortes de kystes où s'accumulent des matières nutritives. Au moment de la destruction des racines ces kystes subsistent seuls dans la terre et par une germination ultérieure donnent un mycélium qui peut infester de nouvelles racines.

Il est très probable que les vésicules fonctionnent de cette façon, au moins celles qui ont une membrane épaisse, et qu'elles peuvent ainsi contribuer à la propagation de l'endophyte après la mort des racines. Je dois dire cependant que je n'ai pas réussi à les faire germer. Les coupes faites dans des racines âgées de *Sequoia* et de Violettes et renfermant des vésicules à différents stades ont été conservées en cellules de Van Tieghem sur des milieux nutritifs variés. Bien qu'elles soient restées parfois un assez long temps sans être envahies par les moisissures et les bactéries provenant de la surface des racines coupées je n'ai jamais pu observer le moindre changement dans ces vésicules. Ces expériences ne prouvent pas que les vésicules sont incapables de germer mais elles montrent que leur germination dans les conditions de l'expérience ne peut se produire qu'au bout d'un temps très long.

Outre ce rôle hypothétique mais cependant très probable de conservation de l'endophyte après la destruction des racines, les vésicules en remplissent souvent un autre. C'est celui d'organe de réserve *temporaire* pour le champignon lui-même. Il s'agit ici de ces vésicules à parois minces qu'on trouve souvent affaissées et vides dans les racines. Ce sont des vésicules dont le contenu a été utilisé par le champignon pour son propre développement. Il est évident que l'accroissement du champignon n'est pas continu et uniforme et se fait par saccades. Par moments, la poussée des hyphes est arrêtée, soit par suite de résistances plus grandes dans les membranes des cellules, soit pour toute autre cause. Les organes d'absorption du mycélium continuent cependant à fournir des aliments dont le superflu vient gonfler les extrémités des hyphes. Mais quand la marche en avant reprend le mycélium dépense plus qu'il n'absorbe et les réserves rentrent de nouveau en circulation. Si la vésicule a eu le temps de se former, d'épaissir ses membranes, de s'isoler par une cloison elle reste inaltérée, sinon son contenu est repris, sert à faire de nouvelles hyphes et la vésicule vidée et dégonflée, ainsi que le filament qui la supporte, sont isolés du reste du champignon par une cloison.

On s'explique également que les kystes définitifs, constitués par les vésicules épaissies, soient plus nombreux à la fin de la saison, au moment où la racine va se détruire. L'endophyte a alors généralement atteint sa limite d'extension. Il est arrêté dans sa marche en avant par des membranes épaissies, souvent par l'endoderme. Comme il n'utilise plus les aliments qu'il absorbe pour former de nouvelles hyphes, que, d'autre part, il ne produit pas d'organes reproducteurs, il loge les substances nutritives en excès dans des vésicules. Tous les organes qui ne sont pas encore différenciés et cutinisés, par exemple les extrémités des hyphes, se renflent en vésicules.

La formation des vésicules dépend donc simplement des conditions de nutrition et de croissance du mycélium. Ainsi on s'explique que tantôt elles existent et tantôt sont absentes dans les racines voisines d'une même plante ou dans la même racine en des points peu éloignés. On s'explique aussi qu'elles puissent se former dans toutes les régions infestées depuis l'épiderme jusqu'aux dernières cellules envahies.

On peut d'ailleurs observer la formation d'organes analogues aux vésicules en dehors des mycorhizes. Un grand nombre de Mucédinées donnent en effet en culture des renflements analogues aux vésicules. Jamais ces renflements ne se produisent au début de la culture alors que le mycélium croît rapidement ; ils se forment seulement quand le champignon a envahi toute la surface du substratum et que son extension est ainsi arrêtée sans que le milieu nutritif soit épuisé. Si on vient à transporter des filaments présentant ces sortes de kystes sur un second milieu, le développement reprend et les kystes se vident pour se former à nouveau quand la croissance sera de nouveau arrêtée.

On ne peut donc regarder la formation des vésicules dans les endophytes comme un phénomène d'adaption immédiat dû uniquement à l'influence même des racines. Elle n'est pas nécessairement liée à la vie intraradiculaire et tient à la nature même du champignon. De ce fait le caractère de la présence constante des vésicules dans les endophytes prend une grande importance : ce caractère joint à celui de l'uniformité de la constitution chimique des membranes et à la constance de la structure des noyaux, également indépendants de toute adaption, montre que *tous les endophytes ont entre eux de grandes affinités naturelles.*

(A suivre).

REVUE DES TRAVAUX
DE TÉRATOLOGIE VÉGÉTALE
PARUS DE 1895 à 1899 (Suite).

Ophioglossées. — M. **Maxon** (1) a figuré deux variations dans les feuilles de l'*Ophioglossum vulgatum* : le premier cas décrit comporte une feuille fertile dont la moitié supérieure est stérile pendant que la partie inférieure porte d'un côté cinq sporanges normaux et de l'autre six ; le second cas consiste en une simple bifurcation de l'extrémité du lobe fertile.

Équisétinées. — On sait que les *Equisetum* normaux possèdent des tiges à dimorphisme très net (tiges stériles vertes et munies de rameaux verts, tiges fertiles simples et de teinte livide). M. **Géneau de Lamarlière** (2) a constaté un cas très intéressant d'*inversion de dimorphisme* chez un exemplaire d'*Equisetum maximum* dont la tige, rameuse et verte, en tout semblable aux tiges stériles normales, était terminée par un épi de sporanges long de 12 millimètres seulement (au lieu de 80) ; il y avait ainsi superposition de deux tiges, l'une stérile, inférieure, l'autre fertile, ne comprenant qu'un entre-nœud et un épi.

M. **Underwood** (3) signale une torsion en spirale de la tige d'un *Equisetum* (probablement *E. hiemale*); la Prêle déformée présente un aspect qui rappelle celui de *Riella helicophylla.*

Tératologie expérimentale. — Dans ses recherches sur les réactions cicatricielles des Ptéridophytes, M. **Massart** (4), a montré que seules les Marattiacées offrent des exemples de cicatrisation par cloisonnement cellulaire : les éléments atteints par le traumatisme se désorganisent, mais au-dessous d'eux les cellules restées vivantes se cloisonnent avec rapidité et fournissent des cellules dont les parois ne se subérisent pas

---

(1) W. R. Maxon : *Some variations in the Adder'stongue* (Fern Bull., Binghamton, t. 7, 1899, p. 90).

(2) L. Géneau de Lamarlière : *Sur quelques cas tératologiques observés aux environs de Reims* (Reims, Bul. soc. sci. nat., t. 8, 1899, 16 p., 3 fig.).

(3) L. M. Underwood : *An interesting* Equisetum (Bot. Gaz., Chicago, Ill., Univ. Chic., t. 20, 1895, p. 326, 1 fig.).

(4) J. Massart : *La cicatrisation chez les Végétaux* (Bruxelles, Mém. Acad. roy., t. 57, 1898, 68 p., 57 fig.).

(contrairement à ce qui a lieu chez les Phanérogames). L'Auteur a observé aussi un grand nombre de Lycopodinées, d'Equisétinées et de Filicinées anormales : à la suite d'un traumatisme, les cellules meurent avec brunissement des parois et mortification des tissus plus profonds ; aucun cloisonnement cellulaire ne s'observe. Pourtant, comme le fait remarquer l'Auteur, les Fougères, en particulier, sont capables de réagir lorsqu'elles subissent certains autres agents extérieurs (Champignons, larves de Diptères, Acariens, etc.).

Dans un très long travail sur les prothalles des Fougères, M. **Heim** (1), a consacré un chapitre entier (2, Regenerationserscheinungen, p. 342-349) aux phénomènes de régénération des prothalles fendus artificiellement au niveau du point végétatif. Dans le cas où la lésion est opérée au voisinage du point végétatif, des formations nouvelles apparaissent et prennent un aspect normal. C'est près du point végétatif que le pouvoir régénérateur est le plus intense ; les cellules éloignées donnent des prothalles adventifs. Les prothalles régénérés et les prothalles adventifs se comportent comme ceux qui sont issus de la spore. A peu près toutes les cellules du prothalle possèdent la propriété latente de produire une nouvelle plante. Si on sectionne un prothalle, les deux lèvres de la section mises en contact ne sont plus capables de se souder ; les cellules sectionnées brunissent et meurent sans être remplacées par une formation nouvelle.

Les expériences très intéressantes de M. **Behrens** (2) ont porté surtout sur les boutures du *Selaginella inæqualifolia*. Les boutures ne présentent aucun phénomène de régénération si elles sont pratiquées à l'aide de portions de rameaux ne comprenant pas de points végétatifs ou encore avec des régions voisines des fausses dichotomies, mais dont les porte-racines sont déjà formés : les points végétatifs des racines, dans ce dernier cas, ne peuvent se transformer en points végétatifs de rameaux. Si, au contraire, les points végétatifs n'ont pas encore fonctionné au moment où se fait l'expérience, ils peuvent se transformer en rameaux feuillés plagiotropes. Les boutures obtenues avec des épis sporangifères très jeunes donnent des rameaux végétatifs plagiotropes à feuilles dissemblables. Enfin, l'Auteur n'a jamais obtenu la formation de bourgeons adventifs.

M. **Stansfield** (3) ayant recouvert d'une plaque de verre un *Athyrium Filix-femina* var. *uncoglomeratum* couché sur le sol pendant dix-huit mois a vu se produire un prothalle sur la feuille (anomalie connue sous le nom d'*aposporie*). Il a pu obtenir de même à l'extrémité de frondes coupées non mûres un tissu méristématique qui a fourni un prothalle : sur celui-ci des archégones et des anthéridies prirent naissance.

---

(1) C. Heim : *Untersuchungen über Farnprothallien* (Flora, Marburg, t. 82, 1896, p. 329-373, 16 fig.).

(2) J. Behrens : *Ueber Regeneration bei Selaginellen* (Flora, Marburg, t. 84, 1897, p. 159-166).

(3) F. W. Stansfield : *On the production of apospory by environment in* Athyrium Filix-femina *var.* uncoglomeratum, *an apparently barren fern* (London, J. Linn. Soc. Bot., t. 34, 1899, p. 262-268, 4 fig.).

VI. — TÉRATOLOGIE DE LA RACINE.

On connaissait déjà quelques Conifères présentant des renflements sur les racines. Ceux de l'*Abies Pichta* ont été étudiés avec détails par M. **Arcularius** (1) dans sa thèse.

M. **Kolb** (2) donne la description détaillée d'une très forte tumeur, irrégulièrement arrondie, de 20 centimètres environ de diamètre et située au collet de la racine principale d'un Cyprès. La surface de l'excroissance est sinueuse et garnie de nombreux enfoncements cratériformes au voisinage desquels partent de petites racines latérales.

L'Auteur étudie l'excroissance en la découpant en minces plaques, d'environ cinq millimètres d'épaisseur chacune, et en décrivant les sections les plus intéressantes. La tumeur se rapproche beaucoup par sa structure anatomique des Maserkröpfen. Dans la région la plus renflée, la disposition radiale des éléments n'est pas conservée ; les coupes transversales ou longitudinales montrent une structure complexe dans laquelle on distingue surtout les sections de courts rayons médullaires enveloppés par des trachées rectilignes ou contournées, parfois très raccourcies au niveau de la courbure, mais par contre fortement élargies. L'hypertrophie de la racine est accompagnée d'une surproduction de résine.

La tumeur du Cyprès n'est pas de nature parasitaire bien que l'on y rencontre, localisés par places, des mycéliums de Champignons de teinte claire, traversant les tissus dans toutes les directions, très abondants dans les rayons médullaires et dans l'écorce ; ces Champignons se sont introduits par les crevasses.

Quelques autres faits peu détaillés concernant les anomalies radiculaires ont été signalés par divers Auteurs. M. **Costerus** (3) a rencontré des racines bifurquées chez le *Saccolabium Blumei* ; M. **Penzig** (4) a signalé la fasciation des racines de *Phalænopsis Schilleriana* et d'*Ærides crispa*, le développement de pousses feuillées à l'extrémité des racines de *Catasetum tridentatum* et de *Neottia Nidus-avis*, etc.

---

(1) R. Arcularius : *Ein Fall von Wurzelkropf bei* Abies Pichta ; *zugleich als Beitrag zur Kenntniss der Maserbildung* (Inaug. Dissert., Erlangen, 1897, 45 p., 10 fig.).

(2) O. von Kolb : *Ueber eine abnorme Wurzelanschwellung bei* Cupressus sempervirens (Inaug. Dissert., Erlangen, 1896, 53 p., 1 pl.).

(3) J. C. Costerus : *Teratology studied in the tropics by J. C. Costerus and J. J. Smith Jr* (Buitenzorg, Ann. Jard. bot., t. 13, 1895, p. 97-120, pl. XII-XIII).

(4) O. Penzig : *Considérations générales sur les anomalies des Orchidées* (Cherbourg, Mém. soc. sci. nat., t. 29, 1895, p. 79-104, 10 fig.).

Une structure anormale de racine a été décrite par M. Poulsen (1), sur une espèce appartenant au genre *Myristica*.

Tératologie expérimentale. — Quelques travaux intéressants sont à résumer.

La croissance et la régénération des racines fendues ont été étudiées autrefois par Frank, Sachs et Prantl, mais les recherches de ces Auteurs ont eu surtout un but physiologique. M. Lopriore (2), dans un important mémoire orné de belles planches, a eu principalement en vue le côté anatomique. Ses expériences ont porté sur les racines de *Zea Mays*, de *Philodendron robustum*, *Pandanus caricosus* parmi les Monocotylédones, de *Vicia Faba*, *Pisum*, *Phaseolus*, *Vitis*, *Quercus*, *Ricinus* parmi les Dicotylédones; enfin, il a pu établir quelques comparaisons avec les racines de *Syngonium* et de diverses Orchidées.

Voici les conclusions principales du travail de M. Lopriore. Les racines fendues ont une croissance terminale et leurs moitiés se régénèrent. La régénération dépend de l'état de développement de la racine: plus celle-ci est jeune, plus rapide et plus complet est le processus de la régénération des deux moitiés. Chez les racines à croissance rapide (Aroïdées, *Vicia*, *Phaseolus*, *Pisum*), la régénération se fait plus vite que chez les plantes à croissance lente (*Pandanus*).

La chaleur et l'humidité agissent également : les racines de *Philodendron* se régénèrent avec plus de facilité dans les serres des Aroïdées du jardin botanique de Berlin que dans la serre des Palmiers parce que la première est plus chauffée. La saison a de même une très grande influence : au printemps et en été la régénération des racines atteint son maximum d'activité ; par contre, elle est très lente ou nulle en automne et en hiver.

La façon dont la section est pratiquée joue un grand rôle dans la régénération. Si la région terminale est fendue sur une très petite longueur à partir du sommet, la régénération est rapide et les deux moitiés régénérées possèdent des caractères presque normaux. Au contraire, si la fente s'étend loin de la pointe, la régénération des deux moitiés se fait encore, mais elle est incomplète pour les tissus éloignés de la région terminale. Dans les deux cas, il apparaît un tissu de cicatrisation et un méristème très actif fonctionne au voisinage de l'extrémité de la racine. Comme l'avait déjà signalé Prantl, tous les tissus (épidermique, cortical, vasculaire) peuvent être régénérés.

---

(1) V. A. Poulsen : *Om den abnorme Rodbynging hos en Art of Slægten* Myristica (Kjöbenhavn. Nath. Medd., 1896, p. 188-197, pl. III-IV).

(2) G. Lopriore : *Ueber die Regeneration gespaltener Wurzeln* (Halle, Nova Acta Leop., t. 66, 1896, p. 211-286, pl. XIII-XX).

Les Monocotylédones et les Dicotylédones étudiées par M. Lopriore présentent des processus de régénération très différents : chez les premières, la régénération du liber et du bois se fait en même temps que celle de l'endoderme ; chez les Dicotylédones, l'endoderme ne se reconstitue que quand le bois et le liber sont différenciés.

Dans la plupart des racines régénérées le nombre des faisceaux de bois et de liber augmente et le nouveau liber se forme souvent par allongement tangentiel suivi de séparation d'une masse libérienne primitive. De même les faisceaux ligneux peuvent devenir fusiformes et se scinder au milieu pour donner de nouveaux faisceaux internes.

Enfin, un fait très remarquable provoqué par la fente en long de la racine consiste dans l'apparition d'un très grand nombre de racines latérales, serrées les unes contre les autres ou même fusionnées par leurs cylindres centraux et entourées d'une écorce commune. Ces racines, congénitalement concrescentes, sont collatérales pour les racines intactes des Monocotylédones et sériales pour les racines fendues ; elles sont sériales dans tous les cas chez les Dicotylédones.

Les phénomènes de remplacement des racines ont été aussi soumis à l'expérience. On sait que si l'extrémité d'une racine pivotante est détruite, une des radicelles devient plus grosse, change de direction et joue le rôle de racine principale. M. Boirivant (1) a recherché si quelque modification anatomique correspondait à ce remplacement et pour cela il a supprimé la racine terminale d'un certain nombre de plantes appartenant aux genres *Faba*, *Arachis*, *Lupinus*, *Ricinus*, *Daucus*, etc. La radicelle de remplacement modifie sa structure histologique en se rapprochant beaucoup de celle de la racine principale et, dans une certaine mesure, elle régénère le système pivotant détruit :

1° le nombre des faisceaux primaires qu'elle contient est plus grand que dans une radicelle normale. La radicelle peut dès son apparition posséder cette modification dans le nombre de ses faisceaux (*Faba*, *Ricinus*); elle peut aussi au fur et à mesure qu'elle se développe en augmenter progressivement le nombre. Ce dernier cas très intéressant est présenté par l'*Arachis hypogæa* (2) où l'augmentation du nombre des faisceaux de la radicelle de remplacement se fait par le mécanisme suivant : la partie moyenne d'un faisceau de liber ne se différencie pas en éléments libériens, mais donne naissance à des vaisseaux et à du parenchyme qui constituent par leur ensemble un faisceau ligneux perpendiculaire aux deux autres faisceaux du bois (fig. 1, 2); les deux moitiés du faisceau libérien, provenant de la bifurcation du faisceau primitif, constituent alors deux amas de liber plus petits que le faisceau libérien non modifié. Un peu plus tard, les faisceaux s'écartent les uns des autres et l'équilibre se rétablit progressivement dans le volume des faisceaux libériens ;

---

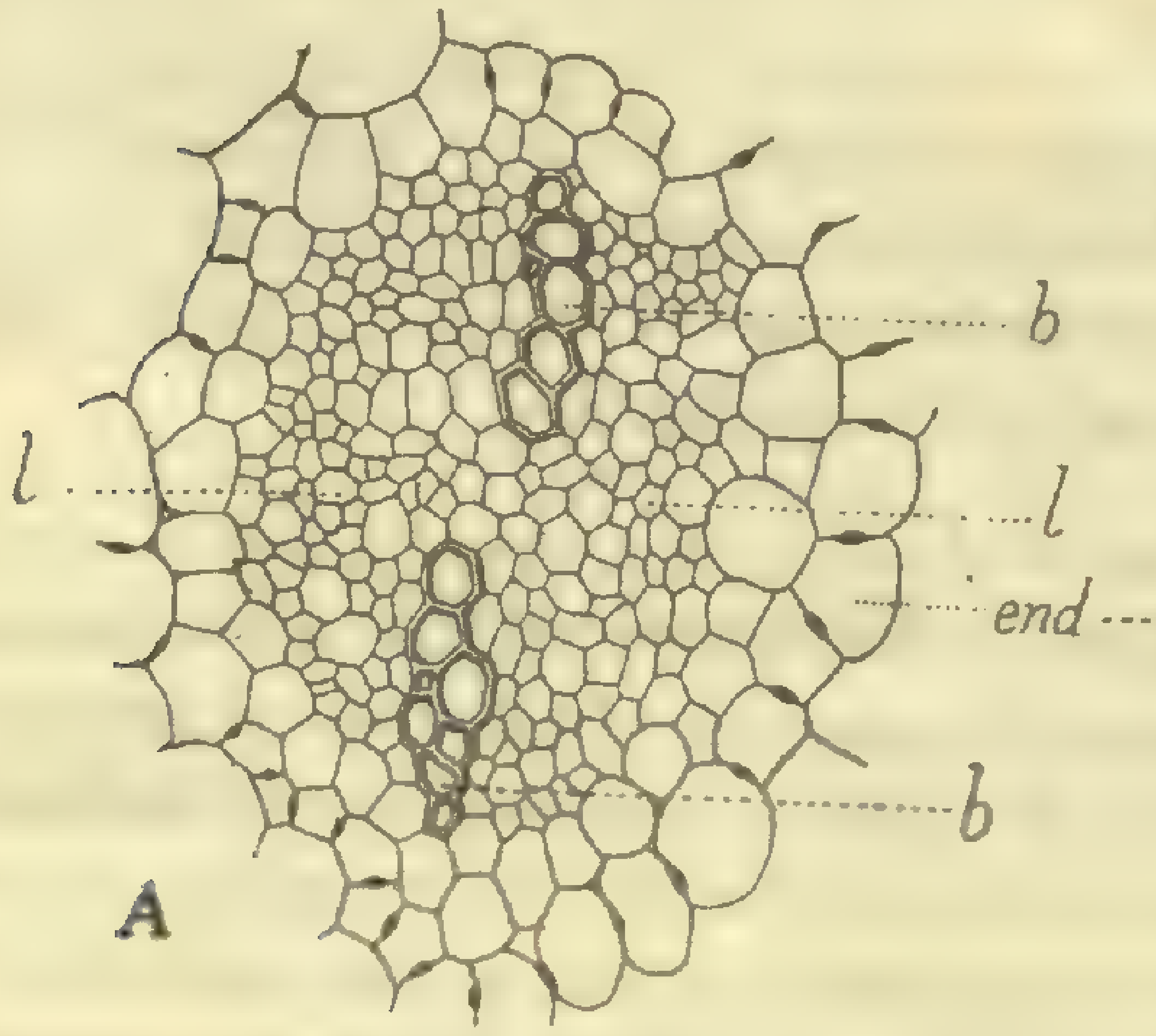
(1) A. Boirivant : *Sur le remplacement de la racine principale par une radicelle, chez les Dicotylédones* (Paris, C.-R. Acad. sci., t. 125, 1897, p. 136-139). — *Recherches sur les organes de remplacement chez les plantes* (Ann. Sci. nat., Bot., Paris, (8) t. 6, 1898, p. 309-400, pl. XVII-XXI, 16 fig.).

(2) La racine principale de cette plante est bâtie sur le type quatre, les racines latérales normales sont binaires et la radicelle de remplacement acquiert trois ou quatre faisceaux ligneux qui alternent avec un nombre égal de faisceaux libériens.

2° les faisceaux ligneux sont formés de vaisseaux plus nombreux et d'un calibre plus considérable ;

3° le cylindre central possède en général un diamètre supérieur ;

4° les formations secondaires sont plus abondantes et plus précoces.



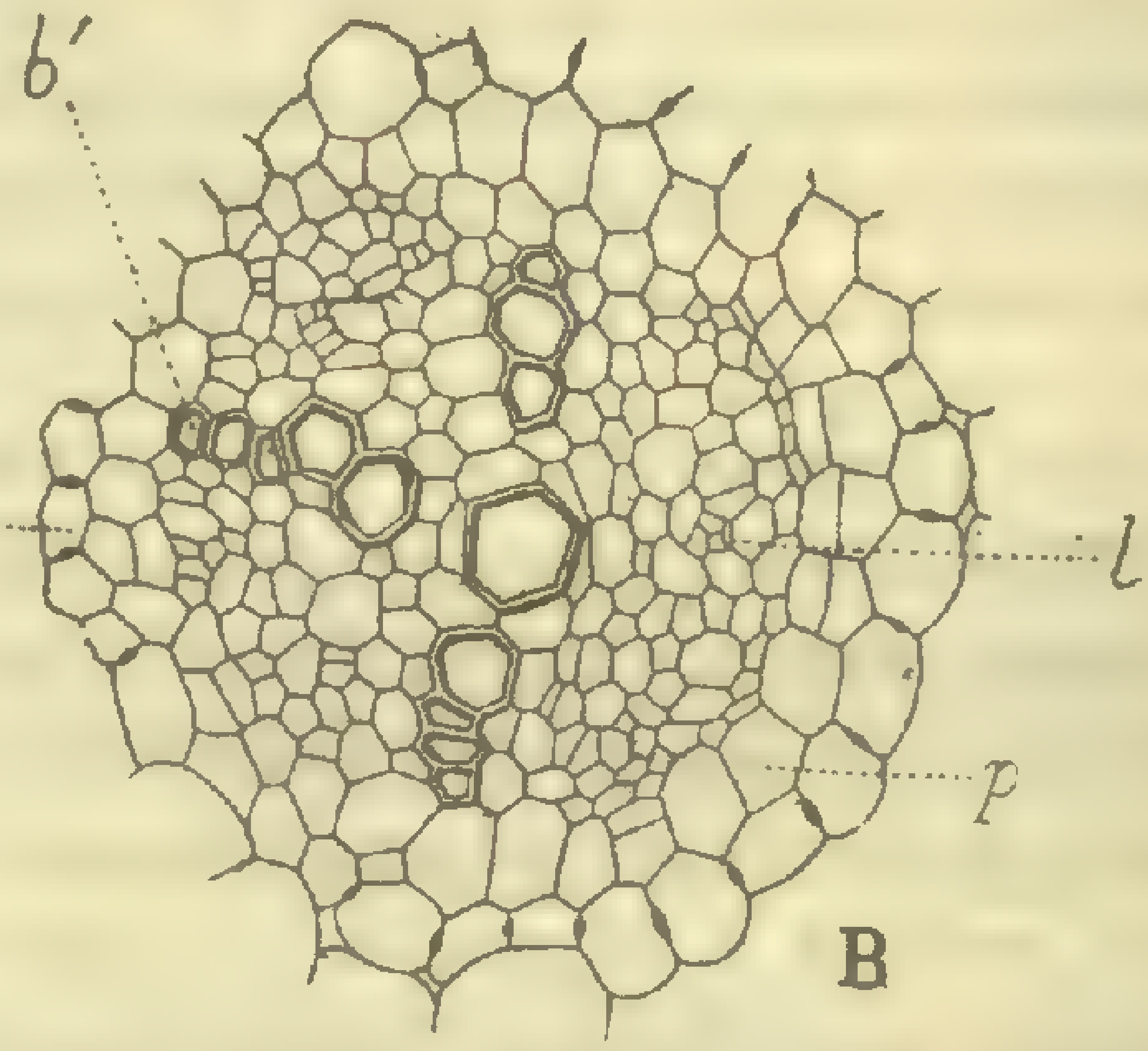


Fig. 1 (A). — Coupe transversale d'une radicelle normale d'*Arachis hypogæa* ; deux faisceaux ligneux *b*, *b* ; *l*, liber ; *end*, endoderme.

Fig. 2 (B). — Radicelle de remplacement : un nouveau faisceau ligneux *b*' s'est formé dans l'intervalle des deux branches d'un faisceau libérien (d'ap. Boirivant).

Si l'on supprime toutes les ramifications d'un pivot, au fur et à mesure qu'elles apparaissent, on constate qu'il s'allonge considérablement et que le nombre des radicelles qui naissent pendant la durée de l'expérience est plus grand que dans l'échantillon témoin. La formation des nouveaux tissus et leur lignification s'effectuent très vite; l'assise génératrice interne fonctionne avec activité.

M. Boirivant (1) a encore étudié les modifications éprouvées par une racine de Maïs quand on introduit un fil de verre dans son méristème terminal et le processus de régénération qui en résulte. Le fil de verre est peu à peu enveloppé par les tissus de la racine sur une longueur qui peut dépasser dix centimètres. Le géotropisme de la racine est momentanément annulé : celle-ci suit le fil un certain temps, puis s'en détache et se dirige vers le sol. De plus, le trouble qui se manifeste dans la symétrie de la racine résulte de ce que le fil de verre n'est pas situé rigoureusement suivant l'axe du cylindre central : les cellules en contact immédiat avec le fil subérisent et épaississent leurs membranes; les faisceaux ligneux les plus proches sont atrophiés ou fort réduits. Dans la région de sortie du fil, un grand nombre de cloisonnements se produisent dans l'endoderme et les cellules corticales les plus internes ; le cylindre central se referme alors et l'ensemble des faisceaux affecte la forme d'un fer à cheval.

---

(1) A. Boirivant : *Influence d'un corps étranger introduit dans le méristème terminal de la racine* (Paris, C.-R. Ass. franç. avanc. sci., 1897, 2ᵉ partie, p. 510-518, 7 fig.).

VII. – TÉRATOLOGIE DE LA TIGE.

Les cas tératologiques observés sur la tige sont fort nombreux ; nous étudierons d'abord ceux qui se rapportent à des déformations observées dans la nature ; les faits de tératologie expérimentale seront traités ensemble à la fin de ce chapitre.

A. — DÉFORMATION GÉNÉRALE DE LA PLANTE.

Nanisme. — Les individus à taille exiguë sont toujours très intéressants à noter. M. **Géneau de Lamarlière** (1) signale des *Lychnis Githago* atteignant au plus dix centimètres de hauteur et ne portant qu'une fleur, un *Sonchus arvensis* de un centimètre de hauteur possédant un capitule de sept ou huit millimètres de longueur, enfin des exemplaires nains d'*Erythræa pulchella* et de *Campanula glomerata*.

Les plantes ligneuses présentent parfois de pareils cas de nanisme. M. **Gabelli** (2) a observé dans un terrain sablonneux, très exposé au soleil, de jeunes plantules d'*Ailanthus glandulosa*, issues de graines tombées au pied des arbres ; quoique hautes de quelques décimètres seulement, ces plantules portaient de nombreuses fleurs. L'Auteur ne voit dans cette floraison hâtive que le phénomène très général en vertu duquel un individu placé dans de mauvaises conditions végétatives tend à se reproduire.

L'anatomie des plantes naines a été abordée par M. **Gauchery** (3). Cet Auteur compare les sujets nains aux plantes normales prises sous le même climat, dans le même sol, végétant les uns à côté des autres et soumis vraisemblablement aux mêmes conditions de radiations lumineuses, de sécheresse, d'humidité. Ainsi envisagé le nanisme tient à une cause interne et les plantes soumises aux recherches fournissent dans leur ensemble la caractéristique du *nanisme constitutionnel.*

---

(1) L. Géneau de Lamarlière : *Sur quelques cas tératologiques observés aux environs de Reims* (Reims, Bul. soc. sci. nat., t. 8, 1899, 16 p., 3 fig.).

(2) L. Gabelli : *Considération sur la floraison des jeunes plantules nées de graines des* Ailanthus glandulosa *Desf.* (Feuille jeunes natural., Paris, t. 27, 1897, p. 160, 167-169).

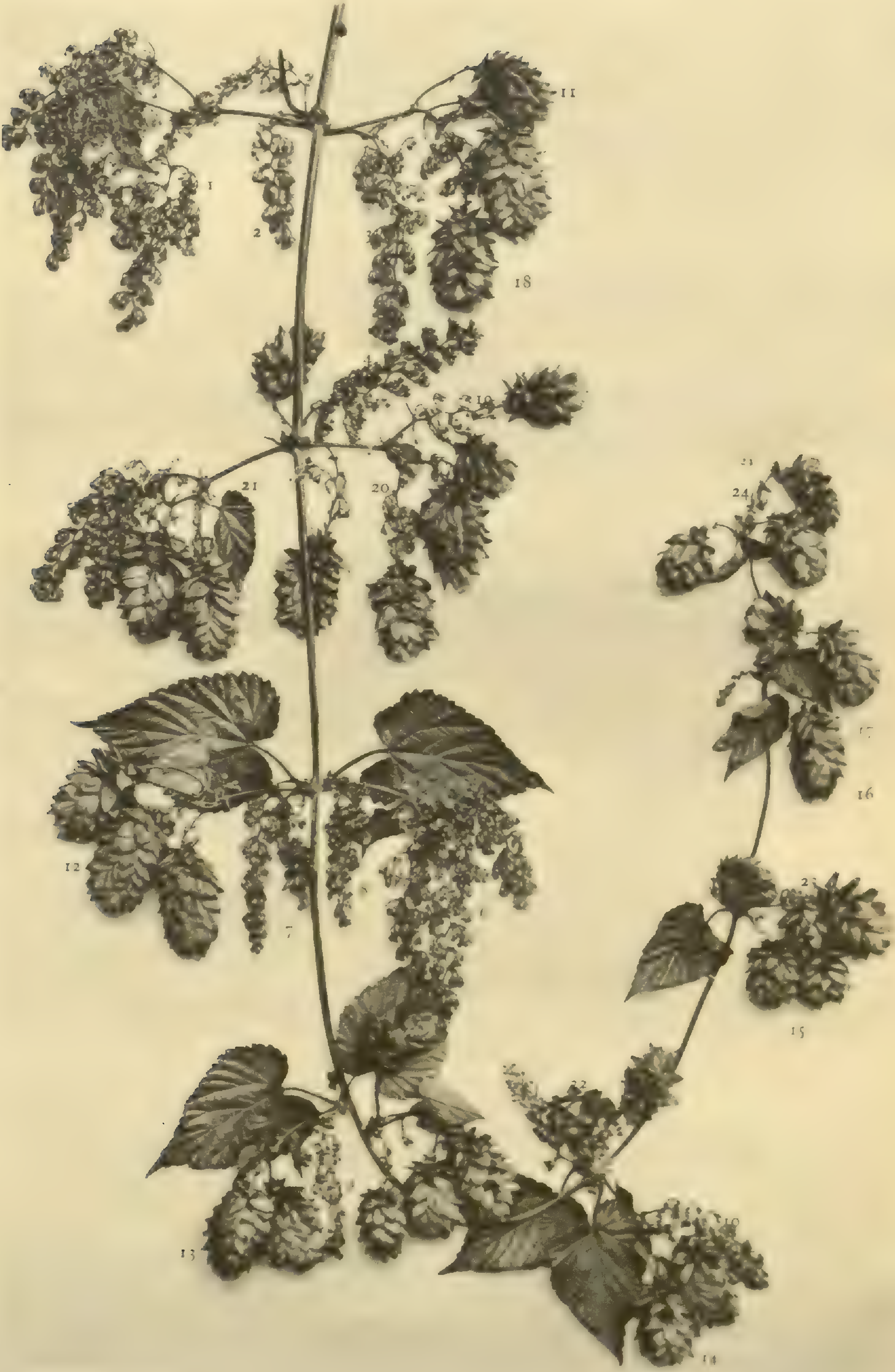
(3) P. Gauchery : *Recherches sur le nanisme végétal* (Ann. Sci. nat., Bot., Paris, (8) t. 9, 1899, p. 61-156, 32 fig., pl. I-IV).

Les recherches de M. Gauchery ont porté sur des échantillons pris dans la plupart des familles végétales; elles aboutissent aux conclusions suivantes. Les nains ne sont pas des miniatures de l'espèce, ils ont des caractères spéciaux : réduction des parties souterraines et de l'appareil foliacé, tige non ramifiée à entre-nœuds courts et peu nombreux, inflorescence très réduite. Ils présentent aussi des modifications internes considérables : écorce et moelle de la tige bien développées, épiderme à cellules très différentes des cellules corticales, endoderme bien marqué, réduction dans le nombre des faisceaux libéroligneux et des vaisseaux du bois; absence de parenchyme ligneux. La structure de la plante naine adulte correspond à un stade plus jeune de la plante géante dont les tissus seraient comme sclérosés; la sclérose des éléments fixe la structure primaire qui est définitive car l'assise génératrice libéroligneuse fonctionne peu ou pas. Le développement des nains, au point de vue anatomique, est donc caractérisé par une évolution arrêtée plutôt que par une évolution rapide.

(A suivre). C. Houard.

---

450 — Lille, imp. Le Bigot Frères. Le Gérant, Th. Clerquin.


1
2
11
18
10
21
20
24
17
16
12
7
23
15
22
13
14

Phototypie A. Bergeret et Cie, Nancy

Liane de *Humulus Lupulus* bisexuée

(*Réduite à 1/3*)

MODE DE PUBLICATION & CONDITIONS D'ABONNEMENT

La **Revue générale de Botanique** paraît le 15 de chaque mois et chaque livraison est composée de 32 à 48 pages avec planches et figures dans le texte.

Le prix annuel (payable d'avance) est de :

20 fr. pour Paris, les Départements et l'Algérie.
22 fr. 50 pour l'Étranger.

Aucune livraison n'est vendue séparément.

Adresser les demandes d'abonnements, mandats, etc., à M. l'Administrateur de la LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT, 1, rue Dante, à Paris.

Adresser tout ce qui concerne la rédaction à M. Gaston BONNIER, professeur à la Sorbonne, 15, rue de l'Estrapade, Paris.

Il sera rendu compte dans les revues spéciales *des ouvrages, mémoires ou notes dont un exemplaire aura été adressé au Directeur de la Revue générale de Botanique. De plus l'ouvrage envoyé sera annoncé immédiatement sur la couverture.*

Les auteurs des travaux insérés dans la *Revue générale de Botanique* ont droit gratuitement à vingt-cinq exemplaires en tirage à part.

RÉCENTES PUBLICATIONS BOTANIQUES

Dr Ed. Fischer : *Die Uredineen der Schweiz* (*Beiträge zur Kyptogamenflora der Schweiz*. Band II, Heft 2). Bern, J. Wyss, 1904. (20 fr.).

C.-K. Schneider : *Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde*. Zweite Lieferung. 1904 ; Dritte Lieferung. 1905. Iena. Fischer (4 mk.).

A. Marshall Ward : *Trees. A Handbook of Forest-Botany for the Woodlands and the Laboratory. Volume II. Leaves*. Cambridge, 1904.

Ch. Richet : *Dictionnaire de Physiologie*, tome VII, fascicule 1. Paris. Alcan, 1905.

Palladine : *Manuel de Botanique systématique* (en langue russe). St-Pétersbourg, 1905.

Maurice L. de Vilmorin et D. Bois : *Fruticetum Vilmorinianum. Catalogus primarius. Catalogue des arbustes existant en 1904 dans la collection de M. Maurice Levêque de Vilmorin, avec la description d'espèces nouvelles et d'introduction récente*. Paris, Librairie agricole, 1904.

J.-M. Guillon : *Etude générale de la Vigne*. Paris, Masson, 1905.

G.-T. Moore : *Soil Inoculation for Legumes*. Washington, 1905.

W.-H. Ragan : *Nomenclature of the Apple*. Washington, 1905.

Dr K. Giesenhagen : *Studien über die Zellteilung im Pflanzenreiche*. Stuttgart, Grub, 1905.

F. Guéguen : *Les Champignons parasites de l'Homme et des Animaux* Paris, Joanin et Cie, 1904.

L. Gaucher : *Étude générale de la membrane cellulaire chez les Végétaux.* Paris, Klincksieck, 1904.

Dr J. Offner : *Les spores des Champignons au point de vue médico-légal.* Grenoble, Allier, 1904.

Dr G. Berthold : *Untersuchungen zur Physiologie der Pflanzlichen organisation.* Zweiter Teil. Erste Hälfte. Leipzig, Engelmann, 1904.

A. Magnin : *La végétation des lacs du Jura. Monographies botaniques de 74 lacs jurassiens, suivies de considérations générales sur la flore lacustre.* Paris, Klincksieck, 1904.

J. Hervier : *Excursions botaniques de M. Elisée Reverchon dans le massif de la Sagra et a Velez-Rubio (Espagne) de 1899 à 1903.* Le Mans, 1905.

M. Laurent : *Recherches sur le developpement des Joncées* (Annales des Sciences naturelles, Tome XIX, 1904).

M. Amar : *Sur le rôle de l'oxalate de Calcium dans la nutrition des végétaux.* (Ibid.).

H. Kniep : *Sur le point végétatif de la tige de l'Hippuris vulgaris* (Ibid.).

Ph Van Tieghem : *Structure de la tige des Calycanthacées* (Ibid.).

— *Sur les genres Gaslondie et Psiloxyle, considérés comme membres certains de la famille des Myrtacées* (Ibid).

G. Chauveaud : *Le liber précurseur dans le Sapin Pinsapo* (Ibid.).

— *Origine secondaire du double faisceau foliaire chez les Sapins et les Pins* (Ibid.).

A. Col : *Recherches sur la disposition des faisceaux dans la tige et les feuilles de quelques Dicotylédones* (Ibid., Tome XX, 1904).

C. Houard : *Recherches anatomiques sur les Galles des tiges. Acrocécidies* (Ibid.).

H. Hesselman : *Zur Kenntnis der Pflanzenlebens Schwedischer Laubwiesen.* Iena, Fischer, 1904.

C. Raunkiær : *Et Mœrkeligt bygningsforhold hos Milla biflora Cav.* Copenhague, 1904.

B.-M. Davis : *The relationships of sexual organs in Plants* (Botanical Gazette, 1904).

B. Finck : *A Lichen society of a Sandstone Riprap* (Ibid.).

V. Bergen : *Transpiration of sun leaves and Schade leaves of Olea europea and other Broad-leaved evergreens* (Ibid.).

E.-C Jeffrey : *A fossil Sequoia from the Sierra Nevada* (Ibid.).

G.-H. Shull : *Place-constants for Aster Prenanthoides* (Ibid.)

E.-B. Copeland : *The variation of some California Plants* (Ibid.).

F.-C. Newcombe : *Klinostats and centrifuges for physiological research* (Ibid.).

G.-E. Cooley : *Ecological notes on the trees of the botanical Garden at Naples* (Ibid.).

J.-V. Bergen : *Relative transpiration of Old and new Leaves of the Myrtus type* (Ibid.).

J. Coulter and A. Chrysler : *Regeneration in Zamia* (Ibid.).

R.-H. True and C.-S. Oglevee : *The effect of the presence of insoluble substances on the toxic action of poisons* (Ibid., 1905).

Ed. Livingston : *The relation of soils to natural Vegetation in Roscommon and Crawford Counties, Michigan* (Ibid.).

A.-D. Elmer : *New and Noteworthy Western Plants. II* (Ibid.).

E.-W. Olive : *The Morphology of Monascus purpureus* (Ibid.).

Lille. — Imp. LE BIGOT frères.

REVUE GÉNÉRALE
DE
BOTANIQUE

DIRIGÉE PAR

M. Gaston BONNIER

MEMBRE DE L'INSTITUT,
PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA SORBONNE

TOME DIX-SEPTIÈME

Livraison du 15 Avril 1905

N° 196

*Entered at the New-York Post Office
as Second Class matter.*

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
1, RUE DANTE, 1

1905

LIVRAISON DU 15 AVRIL 1905

Pages

I. — RECHERCHES PHYSIOLOGIQUES SUR LE FRUIT DES CUCURBITACÉES, par **M. Leclerc du Sablon**. 145

II. — COMPOSITION COMPARÉE DES MOUTS DU VERDOT GREFFÉ ET FRANC DE PIED, par **MM. L. Daniel** et **Ch. Laurent** 165

III. — SUR QUELQUES FLEURS ANORMALES D'*AGAVE MEXICANA* ET D'*AGAVE VIVIPARA* (avee figures dans le texte), par **M. Maige** 168

IV. — REVUE DES TRAVAUX DE TÉRATOLOGIE VÉGÉTALE, parus de 1895 à 1899 (avec figures dans le texte), par **M. C. Houard** 179

Cette livraison renferme quinze figures dans le texte.

MODE DE PUBLICATION & CONDITIONS D'ABONNEMENT

La **Revue générale de Botanique** paraît le 15 de chaque mois et chaque livraison est composée de 32 à 48 pages avec planches et figures dans le texte.

Le prix annuel (payable d'avance) est de :

20 fr. pour Paris, les Départements et l'Algérie.
22 fr. 50 pour l'Étranger.

Aucune livraison n'est vendue séparément.

Adresser les demandes d'abonnements, mandats, etc., à M. l'Administrateur de la LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT, 1, rue Dante, à Paris.

Adresser tout ce qui concerne la rédaction à M. Gaston BONNIER, professeur à la Sorbonne, 15, rue de l'Estrapade, Paris.

Il sera rendu compte dans les revues spéciales *des ouvrages, mémoires ou notes dont un exemplaire aura été adressé au Directeur de la Revue générale de Botanique. De plus l'ouvrage envoyé sera annoncé immédiatement sur la couverture.*

Les auteurs des travaux insérés dans la *Revue générale de Botanique* ont droit gratuitement à vingt-cinq exemplaires en tirage à part.

RECHERCHES PHYSIOLOGIQUES

SUR LE FRUIT DES CUCURBITACÉES

par **M. LECLERC DU SABLON**

Je me suis proposé dans ce travail d'étudier les fruits des Cucurbitacées au point de vue des réserves hydrocarbonées qu'ils renferment. Les méthodes d'analyses employées sont d'une façon générale celles que j'ai décrites dans un précédent travail (1). Dans le dosage des sucres, il m'a paru intéressant de distinguer les sucres réducteurs des sucres non réducteurs, les proportions relatives de chacun variant beaucoup suivant les races et aussi suivant l'âge des fruits. D'autre part, bien que j'aie dosé séparément les matières amylacées solubles dans l'eau et celles qui sont insolubles, j'ai cru devoir réunir les résultats et indiquer seulement le total des matières amylacées ; la distinction entre les matières solubles et les matières insolubles ne donne pas en effet de résultats bien instructifs. De plus, pour transformer les matières amylacées en sucre, j'ai employé seulement de l'acide chlorhydrique à 5 °/₀ et non à 10 °/₀ comme pour les arbres où l'acide doit s'attaquer autant à la cellulose qu'à l'amidon proprement dit.

La composition des fruits mûrs à été étudiée par divers auteurs et notamment par R. Ulbricht (2) qui a opéré sur 12 races de Courge : il a dosé, dans le fruit mûr, les matières protéiques, les matières grasses, les cendres et, par différence, l'ensemble des matières non azotées. De plus, dans le jus extrait de la partie charnue du péricarpe, il a déterminé la proportion de glucose et de saccharose. Les résultats sont très différents suivant les races de Courge ; la somme des matières sucrées est comprise entre 3 °/₀ et

---

(1) *Revue générale de Botanique*, tome XVI, p. 341, 1904.

(2) R. Ulbricht : *Untersuchungen einiger Kürbissorten.* (Die landwirthschaftlichen Versuchs-Stationen, tome 32, p. 231, 1886).

8 °/₀. Cette proportion est très considérable car elle se rapporte à la quantité d'eau renfermée dans le fruit frais, et l'on sait que cette quantité d'eau est toujours très grande, ordinairement de 80 °/₀ à 90 °/₀ du poids total. La proportion de sucre a été encore dosée dans les fruits de diverses races de Courges et de Melons par différents auteurs cités dans l'ouvrage de J. König sur la composition chimique des aliments de l'homme. Mais dans tous les cas le sucre a été dosé seulement au moment de la maturité.

On va voir au contraire que j'ai recherché les modifications qui se produisent dans la composition des fruits suivant l'état du développement. J'ai considéré, dans la plupart des cas, les fruits : 1° lorsqu'ils ont atteint à peu près la moitié de leurs dimensions définitives ; 2° lorsqu'ils ont cessé de s'accroître, mais ne présentent pas encore les caractères de la maturité ; 3° au moment de la maturité ; 4° un temps plus ou moins long après la maturité.

Dans tous les cas, je n'ai étudié que le péricarpe proprement dit, en rejetant les graines ainsi que leurs placentas qui dans certains cas sont très volumineux. Je n'ai pas fait de distinction entre la partie comestible du péricarpe et la zone externe plus dure.

Tous les fruits étudiés étaient récoltés dans un même champ d'expérience. Les fruits se rapportant à une race donnée et qui ont été étudiés à divers états de leur développement étaient donc aussi comparables que possible.

J'ai ainsi opéré sur 13 sortes de Cucurbitacées ; 5 races de *Cucurbita Pepo* : la Courge olive, la Courge marron, la Courge sucrière du Brésil, la Courge patisson, la Courge à la moelle et la Courge poire rayée ; le *Cucurbita melanosperma* ou Courge du Siam ; le *Lagenaria vulgaris* ou Gourde ; deux races de *Citrullus vulgaris*, la Pastèque à graine noire et la Pastèque à graine rouge ; deux races de *Cucumis Melo*, le Melon ananas à chair verte et le Melon ananas à chair jaune et enfin un *Cucumis sativus*, le Concombre blanc. Les noms que j'emploie sont ceux du catalogue de la maison Vilmorin.

Les fruits murs de ces diverses Cucurbitacées diffèrent beaucoup par leur composition. Les fruits de la Courge olive, comme de la plupart des races de *Cucurbita Pepo*, renferment surtout une réserve amylacée ; ce sont d'une façon générale des fruits qui peuvent se conserver pendant un temps assez long et qui sont mangés cuits. Dans la Courge poire rayée, le fruit mûr se dessèche et la réserve amylacée disparaît peu à peu. La Courge à la moelle et la Courge patisson sont des intermédiaires entre ces deux cas; les fruits mûrs ont une tendance à durcir et à se dessécher, aussi les consomme-t-on avant leur maturité, ordinairement lorsqu'ils ont atteint environ la moitié ou les deux tiers de leurs dimensions définitives. Au point de vue auquel je me place maintenant, le fruit du *Cucurbita melanosperma* est comparable à celui de la Courge olive et le fruit du *Lagenaria* à celui de la Courge poire rayée. Enfin des fruits des *Citrullus vulgaris*, des *Cucumis Melo* et des *Cucumis sativus* renferment surtout une réserve sucrée. Nous allons maintenant voir les variations de composition que subissent les fruits de ces Cucurbitacés aux divers états de leur développement.

Courge olive. — Cette race doit son nom à la couleur vert olive et à la forme allongée de son fruit dont les dimensions ne sont pas très considérables ; le poids moyen des fruits que j'ai étudiés était d'environ 2 kilog. Le tableau 1 indique les quantités de sucres réducteurs et non réducteurs, de matières amylacées et d'eau renfermées dans 100 parties de matière desséchée à 90°. La 4^{me} colonne verticale donne la somme des matières amylacées et des sucres ; les chiffres de tous les tableaux suivants sont également rapportés à 100 parties de matière desséchée à 90°.

Tableau 1

	Sucres		Matières		
	réducteurs	non réducteurs	amylacées	Total	Eau
22 août	11.7	0	21.6	33.3	1360
4 septembre	6.1	0.3	39.6	46.0	1600
24 septembre	1.3	0.8	45.5	47.6	453
13 janvier	12.6	7.0	14.3	33.9	644
9 mars	10.9	5.4	8.7	25.0	752
12 juin	2.3	2.1	7.4	11.8	1354
22 juillet	0.9	2.1	5.2	8.2	1404

Le fruit du 22 août était à moitié formé; celui du 4 septembre avait cessé de s'accroître ; celui du 24 septembre paraissait mûr ; enfin les fruits étudiés après cette époque ont été cueillis mûrs à la fin septembre et conservés ensuite dans une salle du laboratoire ; lorsqu'ils ont été ouverts, ils avaient la même apparence extérieure qu'au moment de la récolte. L'épaisseur du péricarpe était seulement un peu moindre, autant qu'on en peut juger par la comparaison de fruits différents.

Les courbes de la figure 1 ne sont que la traduction graphique des nombres portés au tableau 1. Les abscisses de la courbe 3 qui représente les variations de l'eau sont à une échelle 20 fois plus faible que celles des courbes 1 et 2 qui représentent les variations de l'ensemble des sucres et des matières amylacées.

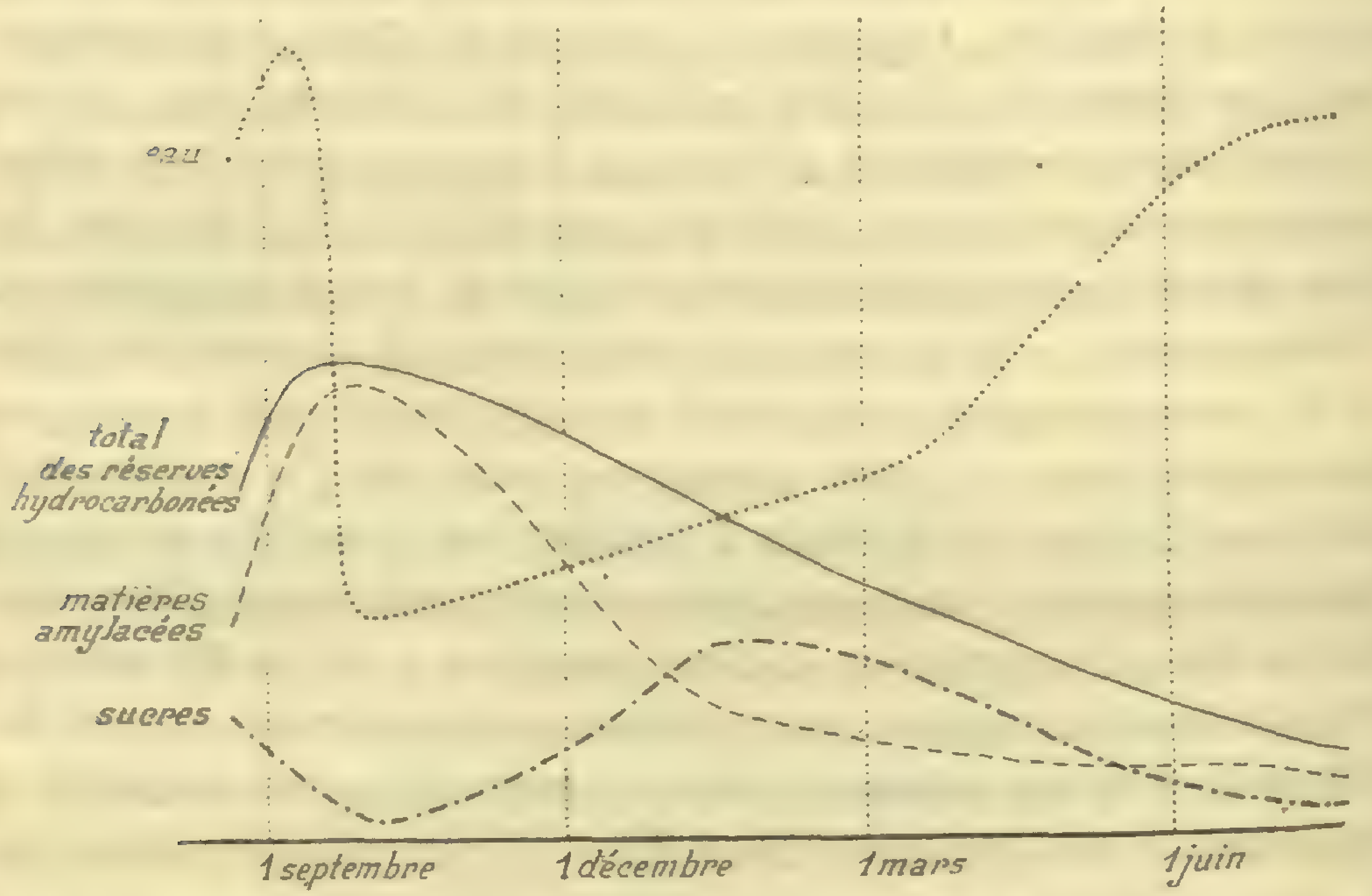


Fig. 1. — Courbes représentant les variations des réserves dans la Courge olive. Pour la courbe de l'eau, les ordonnées sont à une échelle 20 fois moins grande que pour les autres.

Dans le fruit jeune, le glucose est assez abondant et diminue jusqu'au moment de la maturité ; les sucres non réducteurs sont toujours en très faibles proportions ; les matières amylacées augmentent jusqu'au moment de la maturité ; l'examen sommaire d'une coupe faite dans le péricarpe montre d'ailleurs que les cellules sont bourrées d'amidon. La proportion d'eau passe par un maximum quand le fruit achève sa croissance et diminue brusquement au moment la maturité.

Si l'on compare la formation d'une Courge à celle d'un tubercule amylacé, celui du Colchique par exemple, on constate de grandes ressemblances (1). La proportion des sucres décroît constamment et la proportion des matières amylacées croît constamment jusqu'à la maturité; la proportion d'eau varie également de la même façon que dans un tubercule en voie de formation. Le fruit mûr, avec sa quantité d'eau relativement très faible et la réserve abondante d'amidon mêlé à très peu de sucre, présente donc les caractères d'un tubercule amylacé à l'état de vie ralentie. Comme le tubercule, le fruit mûr reste en effet pendant quelque temps sans éprouver de changements notables; il est arrivé au terme de son évolution et n'est pas encore entré dans la période régression. On peut cependant signaler une différence entre les Courges et les tubercules amylacés; dans le premier cas, on ne trouve, au début de la formation que des sucres réducteurs, les sucres non réducteurs manquent tout à fait ou sont peu abondants; tandis que dans le second cas on trouve surtout des sucres non réducteurs. Il semble bien que l'amidon provient toujours de la condensation des molécules d'un sucre, mais ce n'est pas toujours du même sucre.

---

(1) Leclerc du Sablon : *Les réserves hydrocarbonées des bulles et des tubercules* (Revue générale de Botanique, tome X, 1898).

Voyons maintenant ce que devient le fruit lorsqu'on l'abandonne à lui-même après l'avoir récolté à la maturité. La proportion de sucre augmente fortement et on constate un mélange de sucre réducteur et de sucre non réducteur, ce dernier étant en quantité moindre; en même temps, la proportion de matière amylacée diminue. Puis, l'amidon continuant à diminuer, le sucre diminue à son tour et, vers le mois de juin, sans que l'apparence extérieure du fruit se soit sensiblement modifiée, l'ensemble des réserves hydrocarbonées, qui était de 47 °/₀ à la maturité, passe à 11 °/₀, puis à 8 °/₀. Il y a donc digestion des réserves. Les choses se passent comme dans un tubercule amylacé en germination; il y a production d'une diastase qui transforme l'amidon en maltose et en glucose, puis le sucre produit est employé à la nutrition. Dans le tubercule, le sucre sert non seulement à entretenir la respiration des tissus où il se forme, mais encore et surtout, il est employé à la formation de nouveaux organes, tiges, feuilles et fleurs dont le développement et rapide. Dans un fruit, au contraire, il n'y a formation d'aucun nouvel organe. Les graines, qui sont seules destinées à se développer plus tard, changent peu de poids et de composition, après la maturité du fruit. Dans tous les cas, les modifications que l'on peut observer dans la graine seront insuffisantes pour expliquer les réactions importantes qui se passent dans le péricarpe.

On peut donc penser que la transformation de l'amidon en sucre est simplement une réaction préliminaire de la respiration. Tout le sucre formé est employé à entretenir la respiration du fruit ; il y a combustion complète, le carbone se combine à l'oxygène de l'air et donne de l'acide carbonique qui se dégage ; l'eau reste dans le fruit. Il y aurait donc dans ce cas décomposition sans reconstruction corrélative ; la respiration serait réduite à la plus grande simplicité : la combustion complète d'un hydrate de carbone.

L'étude des variations de l'eau vient d'ailleurs confirmer cette manière de voir. Après la maturité, dès que l'amidon commence à diminuer, on constate que la proportion d'eau augmente et peut passer de 453 °/₀ à 1404 °/₀. Dans les vieux tubercules où les matières de réserve sont en voie de digestion, on constate une augmentation d'eau comparable mais plus facile à expliquer. Les tubercules qui ont été étudiés étant plongés dans la terre humide, on peut admettre qu'une partie de l'eau du tubercule a été empruntée au milieu extérieur. Dans le cas de la Courge, au contraire, l'atmosphère très sèche du laboratoire ne peut céder des quantités notables d'eau ; il y a plutôt perte d'eau par le fait de la transpiration. La cause principale de l'augmentation de la proportion d'eau paraît être la décomposition des hydrates de carbone en carbone qui donne de l'acide carbonique et en eau qui reste des tissus.

On peut se demander si l'augmentation de la proportion d'eau correspond à une augmentation de l'eau en quantité absolue ou n'est simplement qu'une augmentation relative due à la diminution de la matière sèche. Les mesures que j'ai effectuées sur la Courge marron et qui seront exposées un peu plus loin montrent que l'eau qui se trouve dans le fruit au moment de la maturité ne suffit pas pour expliquer l'augmentation de la proportion d'eau ; il y a donc eu production d'eau dans le fruit.

Pendant 9 mois, de septembre en juillet, la Courge a donc vécu sur ses réserves en n'empruntant au milieu extérieur d'autre aliment que l'oxygène. Ce n'est pas une vie très ralentie comme celle des graines qui sont presque complètement desséchées et ne subissent que des transformations très faibles ; c'est une vie active, dans un milieu très hydraté et donnant lieu à des réactions importantes. Il est remarquable que, dans ces conditions, la perte d'eau par la transpiration soit aussi faible ; l'appareil protecteur est cependant réduit à une simple cuticule, pas plus épaisse que celle de certaines feuilles. Il est également remarquable qu'un fruit qui est un excellent milieu de culture pour les Bactéries et les Champignons résiste pendant aussi longtemps à toute invasion extérieure sans qu'il soit nécessaire de prendre des précautions d'aucune sorte.

On pouvait d'autant moins prévoir à priori cette résistance des Courges à la transpiration et à l'invasion des Bactéries que les échanges entre les tissus du péricarpe et l'atmosphère extérieure sont très faciles. M. H. Devaux (1) a constaté en effet que la composition de l'atmosphère interne des Courges était constante, et voisine de celle de l'air, que la pression était la même à l'intérieur qu'à l'extérieur et que l'air insufflé au moyen d'un tube à l'intérieur d'un fruit plongé dans l'eau ressort immédiatement sous forme de très nombreuses petites bulles, soit par des stomates, soit par des lenticelles.

En somme, au point de vue de la composition et du développement, il y a la plus grande ressemblance entre un fruit de Courge et un tubercule à réserve amylacée, la période de repos du tubercule correspondant au moment de la maturité de la Courge. La digestion des réserves s'effectue de la même façon dans les deux cas, si on se place simplement au point de vue chimique. Mais tandis que les réserves du tubercule servent d'aliment à une nouvelle plante qui se forme, on ne voit pas le rôle des réserves de la Courge. Le fruit se consume peu à peu en se digérant lui-même et sans utilité évidente pour la propagation de l'espèce. Tout au plus pourrait-on supposer que le péricarpe devenant de plus en plus hydraté crée autour des graines un milieu favorable à la germination. Dans certains cas, en effet, j'ai remarqué que les graines germaient à l'intérieur du péricarpe en apparence intact. Mais il est difficile de considérer cette fonction du péricarpe charnu comme essentielle.

Courge marron. — La Courge marron est sphérique, de couleur orangée et un peu plus petite que la Courge olive. Les réserves du fruit mûr sont surtout amylacées. Les cellules du péricarpe sont bourrées d'amidon. En dosant à part les matières amylacées solubles dans l'eau et celles qui sont insolubles, on voit que les premières sont aussi abondantes que les secondes, tandis que dans la Courge olive elles l'étaient beaucoup moins. Le tableau 2 fait connaître la composition pendant les différentes phases du développement.

---

(1) Henri Devaux : *Porosité du fruit des Cucurbitacées* (Revue générale de Botanique, tome 3, p. 49. 1891).

Tableau 2

	Sucres		Matières		
	réducteurs	non réducteurs	amylacées	Total	Eau
9 août	9.8	0	17.0	26.0	1860
9 août	8.4	0	28.8	37.2	1265
26 août	2.2	0.7	37.7	40.6	940
24 septembre	0.6	1.3	43.7	45.6	457
2 mars	2.4	4.5	10.1	17.0	776
6 mars	0.3	0.7	2.5	3.5	1710

Le fruit cueilli le 24 septembre était mûr ; celui du 26 août ne l'était pas tout à fait ; ceux du 9 août étaient inégalement développés, le premier était à moitié formé, le second avait atteint les dimensions définitives ; ceux du 2 et 6 mars avaient été récoltés à la fin septembre et conservés dans le laboratoire. Pendant la période de formation, les choses se passent comme dans la Courge olive, les sucres diminuent et les matières amylacées augmentent ; la proportion d'eau arrive à son maximum au moment de la maturité. Après la maturité, les réserves sont digérées, les matières amylacées sont transformées en sucres qui sont digérés à leur tour ; en même temps, la proportion d'eau augmente.

La Courge étudiée le 2 mars ne présentait aucune modification extérieure, l'épaisseur du péricarpe était seulement un peu plus mince que dans un fruit frais. Celle du 9 mars commençait à se ramollir, mais sans présenter aucune trace d'attaque par les moisissures ou les Bactéries. En l'ouvrant, j'ai constaté que les graines avaient commencé à germer, la tigelle avait plusieurs centimètres de longueur et la radicule était déjà ramifiée. On s'explique ainsi la digestion presque complète qu'avaient subie les matières de réserve du péricarpe. C'est là un cas où le péricarpe charnu du fruit semble servir à constituer un milieu favorable au développement des graines.

Courge sucrière du Brésil. — Cette Courge diffère des précédentes par sa forme allongée, sa surface irrégulièrement mamelonnée, la dureté plus grande des tissus de la partie externe du péricarpe et le goût sucré de la partie comestible. Comme l'indique le tableau 3, je n'ai étudié cette Courge que pendant la période de formation.

Tableau 3

	Sucres		Matières		
	réducteurs	non réducteurs	amylacées	Total	Eau
22 août........	3.5	0.9	27.6	32.0	930
26 août........	4.6	0.9	25.8	31.3	1199
26 août........	3.2	8.2	23.7	35.1	830

La caractéristique de la Courge sucrière du Brésil est la présence de saccharose dans le fruit mûr; c'est la cause du nom qui lui a été donné. Il ne faut pas confondre ce sucre non réducteur qui est une matière de réserve avec le glucose qui se trouve toujours dans les fruits jeunes et qui est simplement un produit de transition déstiné à se transformer en d'autres réserves hydrocarbonées. Remarquons aussi que la proportion d'eau varie peu dans le cours du développement.

Courge de Siam (Cucurbita melanosperma). — Cette Courge importée de l'Extrême Orient, est très peu cultivée en Europe, bien qu'on puisse l'utiliser pour la nourriture des animaux et même de l'homme. La structure diffère un peu de celle des Courges que nous venons d'étudier. Sous l'épiderme muni d'une cuticule épaisse, se trouvent quelques assises de parenchyme mou, comme chez toutes les autres Cucurbitacées ; mais sous cette sorte d'écorce, il y a une couche de sclérenchyme à parois très dures formant autour de la partie charnue du péricarpe une enveloppe protectrice épaisse de 3 à 4 millimètres ; puis vient la couche charnue épaisse d'environ 2 centimètres ; toute la partie centrale est occupée par les graines entourées d'une matière molle et filamenteuse formée par les funicules et les placentas. Le tableau 4 indique la composition du fruit à différentes époques.

Tableau 4

	Sucres		Matières		
	réducteurs	non réducteurs	amylacées	Total	Eau
22 août 1902.....	9.5	0	17.2	26.7	1925
4 septembre.....	17.4	0	15.2	32.6	2021
18 octobre.......	16.5	0.8	18.3	35.6	1585
2 mars 1903....	3.7	2.5	11.4	17.6	845
22 juillet	1.1	3.5	10.5	15.1	920
6 juin 1904	0.6	2.4	11.3	14.3	700

Le fruit récolté le 22 août était à moitié formé, celui du 4 septembre avait cessé de s'accroître, celui du 18 octobre paraissait mûr, celui du 2 mars était conservé dans le laboratoire depuis 5 mois, celui du 19 juillet depuis 9 mois et celui du 6 juin depuis 20 mois. Il est à noter que ce dernier fruit s'est conservé pendant un temps aussi long sans changer d'apparence et en gardant une quantité d'eau considérable. La couche de sclérenchyme qui se trouve un peu au-dessous de l'épiderme est sans doute la cause qui permet une conservation aussi prolongée du fruit.

La réserve est en grande partie formée par du glucose ; l'amidon est peu abondant et se trouve surtout dans la couche sclérenchymateuse et immédiatement au-dessous. La transpiration est plus forte que dans les cas précédents, car la proportion d'eau varie peu dans les fruits conservés après la récolte. La digestion des réserves s'effectue surtout pendant le premier mois. La composition d'un fruit conservé depuis plusieurs mois et sa pauvreté en matières de réserve montrent qu'il n'y a pas d'intérêt à garder pendant longtemps les fruits destinés à l'alimentation. Le sucre non réducteur qui apparaît après la récolte est sans doute du maltose provenant de la digestion de l'amidon dont il est facile de constater la disparition en examinant une coupe.

Les résultats du tableau 4, comme ceux des autres tableaux, sont relatifs à l'ensemble du péricarpe. Dans une portion du fruit étudié le 6 juin, j'ai séparé la partie sclérenchymateuse de la partie charnue ; j'ai constaté ainsi que la partie charnue renfermait une proportion de sucre un peu plus grande, une proportion de matières amylacées beaucoup plus faible (6.6 °/₀ au lieu de 14.5 °/₀) et une proportion d'eau beaucoup plus forte (1310 °/₀ au lieu de 361 °/₀) que la partie sclérenchymateuse. L'abondance relative des matières amylacées dans la partie dure ne tient pas à la présence de l'amidon, car on constate au microscope qu'il n'y en a pas ; on ne peut guère se l'expliquer que par la transformation partielle, pendant le dosage, de la cellulose en glucose.

Courge patisson. — Cette Courge, de petite dimension, durcit également au moment de la maturité, par suite de la formation d'une couche sclérenchymateuse. Si on conserve le fruit après la maturité, il ne se dessèche pas toujours ; souvent il se ramollit et devient alors la proie des moisissures. On le consomme avant la maturité. Le tableau 5 indique la composition du fruit à diverses époques.

Tableau 5

	Sucres		Matières		
	réducteurs	non réducteurs	amylacées	Total	Eau
23 juillet	10.6	0.8	28.2	39.6	1125
23 juillet	14.0	0.3	21.4	35.7	1395
9 août	7.1	1.1	26.7	34.9	1262
12 septembre	1.4	8.7	22.0	32.1	950
11 novembre	4.0	5.7	10.9	20.6	1277
9 mars	0.9	1.5	5.9	8.3	1165

Les fruits cueillis le 23 juillet avaient atteint un peu plus de la moitié de leurs dimensions définitives, le second étant un peu plus gros que le premier ; le 9 août, le fruit était complètement formé ; le 12 septembre, il était mûr. Les fruits étudiés le 11 novembre et le 9 mars étaient conservés dans le laboratoire depuis la fin de septembre. En juillet, la proportion de sucre est considérable, c'est le moment où les fruits sont tendres et recherchés pour leur goût sucré ; puis le sucre diminue sans que les matières amylacées augmentent ; le sucre réducteur est employé à former de la cellulose, et une certaine quantité de saccharose qui se trouve dans le péricarpe mûr. Le fruit durcit en mûrissant et perd une partie de son eau. Après la maturité, la digestion des réserves s'effectue à peu près comme dans la Courge olive. Le fruit mûr de cette Courge est donc caractérisé par des réserves à la fois amylacées et sucrées et par une couche de sclérenchyme assez développée.

Courge à la moelle. — Le fruit de cette Courge est consommé avant qu'il n'ait acquis tout son développement ; à la maturité le péricarpe s'amincit en même temps qu'il durcit par suite de la formation d'une couche de sclérenchyme, comme dans la Courge de Siam ; si on conserve le fruit après la maturité, il finit par se dessécher complètement. Le tableau 6 indique la composition du fruit à diverses époques.

Tableau 6

	Sucres		Matières		
	réducteurs	non réducteurs	amylacées	Total	Eau
9 août	11.0	0	16.6	27.6	1750
26 août	0.5	0.5	39.7	40.7	896
26 septembre	1.3	2.3	32.6	36.2	412

Le fruit récolté le 9 août était à moitié formé ; celui du 26 août était complètement formé, mais n'était pas mûr, celui du 26 septembre renfermait des graines mûres. Dans le fruit jeune, les choses se passent comme dans la Courge olive, il y a une quantité assez grande de glucose et de matières amylacées ; mais le glucose disparaît rapidement et sert à former une réserve amylacée qui passe par un maximum avant la maturité ; on peut supposer que, pendant la maturité, une partie de l'amidon est employée à former la cellulose de la couche sclérenchymateuse, ce qui explique la diminution de l'amidon. On choisit pour consommer le fruit le moment où il y a beaucoup de sucre et où le sclérenchyme n'est pas encore formé.

Gourde (Lagenaria vulgaris). — La Gourde peut être considérée comme le type des Cucurbitacées à fruit sec. On sait en effet que le péricarpe comprend, au dessous d'une mince couche superficielle de parenchyme mou, une épaisse couche de sclérenchyme très-dur. Le fruit mûr est formé de tissus vivants et renferme encore une assez grande quantité d'eau ; mais, abandonné à lui-même, il se déssèche en durcissant encore et peut être utilisé comme bouteille. Le tableau 7 indique la composition d'une Gourde à diverses époques :

Tableau 7

	Sucres		Matières		
	réducteurs	non réducteurs	amylacées	Total	Eau
26 août........	17.6	0	18.2	35.8	1970
28 août........	22.5	0	17.0	39.5	1770
17 octobre......	7.5	0	11.0	18.5	892
20 décembre....	0	0	6.3	6.3	356

Le fruit récolté le 26 août était à moitié formé, celui du 28 août avait cessé de s'accroître, mais était encore mou, celui du 17 octobre était mûr et celui du 20 décembre, conservé dans le laboratoire depuis 2 mois, commençait à se dessécher. On voit que le glucose joue le principal rôle dans la formation de ce fruit ; l'amidon est peu abondant, les matières amylacées trouvées proviennent surtout de la cellulose attaquable par les acides et de la dextrine. Pendant la maturation, le sucre disparaît peu à peu, employé à fournir les matériaux nécessaire à la sclérification du péricarpe et à la formation des graines. On sait que dans certaines régions, les Gourdes non encore durcies servent à la nourriture des bestiaux qui en son très friands; la quantité considérable de sucre que s'y trouve explique cet usage. La proportion d'eau diminue constamment à partir de la maturité. La petite quantité de sucre qui existe encore dans le fruit mûr et qui disparaît ensuite est décomposée par la respiration ou transformée en cellulose.

Le Courge poire rayée peut être rapprochée de la Gourde ; c'est un petit fruit qui se dessèche complètement après la maturité ; mais la quantité de sucre dans le fruit jeune est bien moindre que dans la Gourde ; il y a d'ailleurs une petite quantité de saccharose mêlé au glucose.

Melon ananas. — Le fruit est petit et très parfumé ; j'en ai étudié deux races, l'une à chair verte et l'autre à chair jaune. Le tableau 8 donne la composition de ces Melons à diverses époques.

Tableau 8

	Sucres		Matières		
	réducteurs	non réducteurs	amylacées	Total	Eau
	—	—	—	—	—
		MELON A CHAIR VERTE			
26 août.........	24.6	0	11.2	35.8	1536
26 août.........	21.9	0	10.9	32.8	1585
12 septembre...	16.3	8.0	11.0	35.3	885
		MELON A CHAIR JAUNE			
12 août.........	12.9	0	11.1	24.0	1672
22 août.........	22.4	1.6	9.3	33.0	1529
12 septembre...	16.7	3.2	7.6	27.5	1101

La première ligne se rapporte à des fruits à moitié formés, la seconde à des fruits formés mais non encore mûrs, la troisième à des fruits mûrs. On voit qu'ici les matières amylacées jouent un rôle insignifiant, aussi bien pendant le développement qu'à la maturité. Au moment de la maturation, la quantité totale de sucre n'augmente pas, mais il y a formation de saccharose aux dépens du glucose, ce qui est de nature à accentuer la saveur sucrée. En étudiant un grand nombre de Melons, on trouverait des nombres très différents ; j'ai seulement donné ces deux exemples pour montrer le fait essentiel, c'est-à-dire, l'abondance du glucose pendant tout le développement et la formation de saccharose seulement à la fin. Il faut remarquer que, si les Melons non encore mûrs ne sont pas comestibles, cela ne tient pas à la trop faible quantité de sucre mais à la présence de principes âpres qui disparaissent au moment de la maturité. Les Melons mûrs se laissant rapidement envahir par les moisissures, je n'ai pas étudié ce que devenaient les réserves du péricarpe après la maturité.

Pastèque (*Citrullus vulgaris*). — Le *Citrullus vulgaris* comprend plusieurs races qui diffèrent beaucoup l'une de l'autre ; j'en ai étudié deux : 1° la Pastèque à graines noires et à chair rouge qui est la Pastèque proprement dite, celle dont on fait une si grande consommation dans les pays chauds ; les fruits que j'ai analysés ont été récoltés à Toulouse, dont le climat n'est peut-être pas assez chaud pour une plante aussi méridionale, c'est ce qui explique la quantité faible de sucre que j'ai trouvée ; 2° la Pastèque à graines rouges et à chair verte dont le péricarpe est beaucoup plus dur, moins sucré et n'est utilisé qu'en confiserie. Le tableau 9 indique la composition du fruit de ces deux races à divers époques.

Tableau 9

	Sucres		Matières		
	réducteurs	non réducteurs	amylacées	Total	Eau
		FRUIT A GRAINES NOIRES			
26 août........	20.6	1 3	13.6	35.5	1988
24 septembre ...	11.5	0.1	13.3	24.9	1168
18 octobre......	17.3	3.2	9.1	29.6	1852
21 novembre....	8.1	0.8	10.9	19.8	1513
		FRUIT A GRAINES ROUGES			
22 août.........	18.1	0.4	15.2	33.7	2044
22 août.........	9.7	0.7	13.8	24.2	2008
18 octobre......	7.8	0.1	13.3	21.2	1932
11 novembre....	9.0	0.7	11.9	21.6	2792
20 décembre....	2.5	0.3	7.1	9.9	2495

La première ligne se rapporte dans les deux cas à un fruit à moitié formé, la seconde à un fruit qui a cessé de s'accroître, la troisième à un fruit mûr et la quatrième à un fruit récolté depuis un mois environ et conservé dans le laboratoire. On voit que la Pastèque à graines noires renferme toujours une forte proportion de glucose ; à la maturité un peu de saccharose se forme ; dans le fruit étudié le 21 novembre, la partie comestible du péricarpe était presque complètement liquéfiée et la plus grande partie du sucre avait disparu ; c'est un nouvel exemple de digestion des réserves. La Pastèque à graines rouges renferme beaucoup moins de sucre que la précédente au moment de la maturité ; si on la conserve pendant plusieurs mois, ce qui est très fréquent, le sucre disparaît presque complètement, comme on le voit, dans le fruit analysé le 20 décembre ; l'aspect ou la consistance du fruit ne sont pas sensiblement modifiés ; en même temps, la proportion d'eau, qui est toujours très grande, augmente encore. Il est remarquable de voir un fruit aussi dur renfermer autant d'eau. Une analyse complète du fruit expliquerait certainement cette particularité.

Concombre (*Cucumis sativus*). — J'ai étudié une seule race, le Concombre blanc hâtif dont le fruit, assez gros, est consommé un peu avant sa maturité. Le tableau 10 donne sa composition à diverses époques.

Tableau 10

	Sucres		Matières		
	réducteurs	non réducteurs	amylacées	Total	Eau
	—	—	—	—	—
9 août.........	3.7	0	10.6	14.3	2940
9 août	11.6	0	12.6	24.2	2040
26 août.........	6.8	0	11.1	17.9	2960
12 septembre ...	4.2	0	9.2	13.4	2533
1 décembre....	2.0	0.6	8.9	11.5	2070

Le premier fruit récolté le 9 août était à peine à moitié formé ; le second, beaucoup plus gros, était à l'état où l'on fait ordinairement la récolte ; celui du 26 août était complètement développé ; celui du 12 septembre renfermait des graines mûres ; celui du 1 décembre était conservé depuis deux mois dans le laboratoire et commençait à se liquéfier. De tous les fruits de Cucurbitacées que j'ai étudiés, le fruit du Concombre est celui qui renferme le moins de substances dosables par les méthodes que j'ai employées. Pour avoir une idée suffisante de la composition de ce fruit il faudrait rechercher les substances autres que les sucres ou les matières amylacées. Il est à remarquer que la matière de réserve et surtout le sucre passent par un maximum avant la maturité, au moment où se fait ordinairement la récolte. Après la maturité, le sucre diminue encore et c'est alors seulement que le saccharose apparaît, en très petite quantité d'ailleurs. La proportion d'eau est toujours très-considérable ; comme dans le cas de la Pastèque à graine rouge, les cellules renferment des substances à pouvoir osmotique très-considérable. Lorsque le fruit est jeune et ferme la proportion d'eau est encore plus grande qu'après la maturité lorsque les tissus semblent se liquéfier.

Perte de poids des fruits conservés. — J'ai observé la perte de poids que subissent les fruits de Cucurbitacées conservés dans l'atmosphère d'un laboratoire à une température comprise entre 13° et 20°. Chaque fruit était pesé tous les 3 ou 4 jours.

Un fruit de Courge marron a été ainsi observé du 22 novembre 1902 ou 6 mars 1903.

Durée de l'expérience	104 jours.
Poids initial	1.657 gr.
Poids final	1.524 gr.
Perte totale de poids	133 gr.
Perte moyenne de poids par jour	1 gr. 28.

La perte de poids est très faible si l'on tient compte des conditions très favorables à l'évaporation et à la transpiration. En comparant les pesées successives faites tous les 3 ou 4 jours j'ai constaté que la perte de poids par jour a été à peu près constante pendant toute la durée de l'expérience. On a vu que la proportion d'eau augmentait considérablement. A la fin septembre, un fruit comparable à celui qui a été mis en expérience renfermait 457 d'eau pour 100 de matière sèche ; le 6 mars, il y avait 1710 parties d'eau pour 100 parties de poids sec.

Pour nous rendre compte de cette augmentation de la proportion d'eau, supposons, ce qui n'est pas certain, que la Courge mise en expérience avait le 24 septembre la même composition que celle qui a été étudiée à cette époque ; supposons de plus que, du 24 septembre au 22 novembre, la perte de poids par jour a été la même qu'après le 22 novembre. Dans ces hypothèses, un morceau de péricarpe pesant 100 gr. le 24 septembre renfermait 17 gr. de matière sèche et 83 gr. d'eau ; le 6 mars, ce même morceau ne pesait plus que 88 gr. et renfermait environ 5 gr. de matière sèche et 83 gr. d'eau. La perte de poids aurait donc porté uniquement sur la matière sèche ; l'eau provenant de la disgestion des réserves aurait compensé l'eau perdue par la transpiration. Mais le cas que je viens d'examiner est un cas extrême ; en général la perte de poids porte en même temps sur l'eau et sur la matière sèche, bien que la proportion d'eau augmente. Quoi qu'il en soit, la déperdition d'eau par transpiration étant nécessaire, cet exemple a l'avantage de mettre en évidence la production d'eau par suite de la digestion des réserves.

Un fruit de Courge de Siam a été obervé du 22 novembre 1902 au 6 juin 1904.

Durée de l'expérience	561 jours.
Poids initial	3.363 gr.
Poids final	1.925 gr.
Perte totale de poids	1.438 gr.
Perte moyenne par jour	2 gr. 56.

Dans ce cas, la perte de poids pour un jour a varié beaucoup pendant le cours de l'expérience ; elle était d'environ 10 gr. pendant le premier mois, puis a diminué très vite, était d'environ 3 gr. en février 1903, de 1 gr. 5 en novembre et de 1 gr. 2 à la fin de l'expérience. A ce moment le péricarpe renfermait encore 700 parties d'eau pour 100 de matière sèche.

Un fruit de Gourde placé dans les mêmes conditions s'est comporté d'une façon toute différente ; la perte de poids pour chaque jour a été beaucoup plus grande et ou bout de 2 mois la dessiccation était presque complète.

Influence de la fécondation croisée sur la composition du péricarpe. — Lorsqu'on étudie le résultat de la fécondation croisée, on ne se préoccupe ordinairement que des caractères de la nouvelle plante issue de cette fécondation. On sait cependant qu'un pollen étranger agissant sur le pistil d'une plante peut avoir une influence sur les caractères du fruit de cette plante. Ainsi lorsqu'on féconde une variété de Vigne à raisin blanc par du pollen porté par une variété à raisin noir, les grains développés à la suite de cette fécondation sont plus ou moins colorés en noir au lieu d'être blancs. C'est aussi une opinion répandue parmi les jardiniers que les Melons cultivés dans le voisinage de Concombres ont quelquefois un goût qui rappelle le Concombre.

Pour vérifier cette opinion, j'ai d'abord opéré sur les Concombres. Certaines fleurs femelles étaient entourées d'un sac de toile avant leur épanouissement ; puis la fécondation était faite avec du pollen pris sur une fleur mâle récemment ouverte. J'ai ainsi fécondé des pistils de Melon soit par du pollen de Melon soit par du pollen de Concombre et des pistils de Concombre soit par du pollen de Concombre soit par du pollen de Melon. Lorsque la fécondation est croisée, le fruit s'arrête souvent dans son développement et c'est seulement dans des cas assez rares que j'ai obtenu un développement normal. En ne tenant compte que des fruits arrivés à maturité, j'ai obtenu le résultats suivants.

	Sucres	Matières amylacées	Total
Melon × Melon................	24.3	11.0	35.3
Melon × Concombre...........	5.8	10.8	16.6
Concombre × Melon...........	1.3	8.4	9.7
Concombre × Concombre.......	1.1	9.5	10.6

Le Melon fécondé par du pollen de Concombre avait la même apparence extérieure que le Melon fécondé par du pollen de Melon, mais était beaucoup moins sucré ; l'analyse montre d'ailleurs que la quantité de sucre est bien moindre, 5,8 °/₀ au lieu de 24,3 °/₀. Comme jamais dans aucun Melon, quel que soit l'état de son développement, je n'ai trouvé une quantité de sucre aussi faible, je ne puis attribuer cette pauvreté en sucre qu'a l'influence du pollen de Concombre. Ainsi se trouve confirmée l'opinion vulgaire relative à l'influence du voisinage des Concombres sur les Melons. Il est probable cependant que quand les choses se passent naturellement, une fleur femelle de Melon doit rarement être fécondée uniquemeut par du pollen de Concombre. Tout ou plus doit-il y avoir mélange des pollens ; et même dans ce cas, la non réussite fréquente des pollinisations croisées artificielles laisse supposer que le pollen étranger n'arrive pas toujours à féconder les ovules. Le pollen de Melon agissant sur un pistil de Concombre ne paraît pas avoir modifié sensiblement la composition du péricarpe.

J'ai opéré de la même façon sur deux races de Courge : la Courge olive et la Courge à la moelle dont la composition a èté étudiée plus haut. Les résultats que j'ai obtenus sont les suivants :

	Sucres	Matières amylacées	Total
C. olive × C. olive..............	10.3	43.1	53.4
C. olive × C. à la moelle.......	13.3	24.9	38.2
C. à la moelle × C. olive........	3.6	21.8	25.4
C. à la moelle × C. à la moelle...	6.7	30.4	37.1

Cette seconde expérience donne lieu à peu près aux mêmes réflexions que la précédente. Le pollen de Courge à la moelle a diminué sensiblement la quantité de matières amylacées qui se trouve normalement dans le péricarpe de Courge olive. Le pollen de Courge olive a modifié également la composition du péricarpe de la Courge à la moelle, mais, contrairement à ce qu'on aurait pu supposer, a diminué la proportion de matière amylacée au lieu de l'augmenter.

En somme, on peut conclure de ces diverses expériences que le pollen étranger peut influer sur le péricarpe d'un fruit ; mais, dans tous les cas où cette action a été nette, elle a consisté en une diminution des réserves. L'influence de la pollinisation croisée sur les fruits serait donc plutôt fâcheuse. Il y aurait d'ailleurs lieu de multiplier les expériences si on voulait arriver à des conclusions tout à fait générales. La marche irrégulière du développement des fruits obtenus par fécondation croisée montre bien que ce développement n'est pas tout à fait normal et laisse supposer que les fruits ainsi obtenus peuvent avoir des compositions très différentes.

CONCLUSIONS.

Au point de vue de la composition de leurs réserves, les fruits de Cucurbitacées peuvent être rattachés à 3 types principaux :

1° les fruits à réserve amylacée, tels que la Courge olive.

2° les fruits à réserve sucrée, tels que le Melon.

3° les fruits secs, comme la Gourde.

On peut d'ailleurs trouver des intermédiaires entre ces 3 types. Ainsi la Courge sucrière du Brésil et la Courge de Siam ont à la fois des réserves sucrées et des réserves amylacées; la Courge à la moelle, qui a une réserve amylacée, a une tendance à se dessécher après sa maturité.

En étudiant les transformations des réserves avant et après la maturité, on trouve la plus grande analogie entre les fruits des Cucurbitacés d'une part et les bulbes ou les tubercules d'autre part. Prenons par exemple le cas des réserves amylacées : le fruit de la Courge d'olive et le bulbe de la Tulipe par exemple. Dans le jeune fruit, comme dans le jeune bulbe, on trouve d'abord beaucoup de sucre; puis, peu à peu, le sucre se transforme en matières amylacées. Au moment de la maturité du fruit et de la vie ralentie du bulbe, le sucre passe par un minimum et les matières amylacées par un maximum. Ensuite, la digestion de l'amidon s'effectue dans le fruit conservé après la maturité comme dans le bulbe qui germe, l'amidon est transformé en maltose, puis en glucose. Mais, tandis que le produit de la digestion est utilisé dans le bulbe pour la formation d'une nouvelle plante, dans le fruit ce produit reste sans utilité apparente.

La proportion d'eau varie de la même façon dans les deux cas, passe par un minimum au moment de la maturité du fruit et de la vie ralentie du bulbe, puis augmente ensuite rapidement. Dans les fruits conservés, l'augmentation de la proportion d'eau est due à la faible transpiration et à la décomposition des hydrates de carbone en eau qui reste et en carbone qui se dégage à l'état d'acide carbonique.

Les fruits sucrés, comme le Melon, se rapprochent des bulbes sucrés, comme l'Ognon, parce que le glucose existe seul ou presque seul au commencement de la formation et que le saccharose atteint son maximum au moment de la maturité du fruit et de vie ralentie du bulbe ; à ce moment la proportion d'eau passe encore par un minimum.

Dans les fruits qui se dessèchent nettement après la maturité, comme la Gourde ou qui ont une tendance à se dessécher comme la Courge à la moelle, les réserves passent par le maximum avant la maturité et sont ensuite en partie employées à la formation du sclérenchyme, en partie décomposées par la respiration.

COMPOSITION COMPARÉE DES MOUTS DU VERDOT

GREFFÉ ET FRANC DE PIED

par MM. Lucien DANIEL et Charles LAURENT

Nous avons eu déjà, l'an dernier, l'occasion de faire ressortir les différences que présentaient entre eux des Vins provenant de certaines Vignes greffées et les Vignes franches de pied (1). Poursuivant nos recherches, nous avons pu, cette année, grâce à l'obligeance de M. Marcel Ricard, propriétaire-viticulteur à Léognan (Gironde), étudier la composition comparée des moûts des raisins fournis par un cépage girondin, le *Verdot*, et provenant de pieds greffés et non greffés, venus dans des conditions aussi semblables que possible en dehors de la greffe.

Voici les résultats fournis par l'analyse :

Nature des raisins	Poids des grains	Poids des râfles	Quantité de moût	Densité	Extrait à 100 °/o	Cendres	Sucres (Fehling)	Acidité (en So^4H^2)	Tannins
Verdot franc de pied.	1^{kg},025	0^{kg},085	0^{kg},585	1053,2	144^{gr} 92	5.06	130^{gr} 94	14^{gr}63	0^{gr}396
Verdot greffé sur Riparia Gloire.	1,115	0,075	0,650	1052	142,37	4.32	110	6.10	0 264
Verdot greffé sur Riparia tomenteux	1,160	0,070	0,800	1045,3	120,15	3.75	102.63	6.48	0.320
Verdot greffé sur Rupestris du Lot.	1.300	0,080	0,750	1063,7	169.82	3.87.5	148.64	6.45	0.099
Verdot greffé sur Taylor Narbonne.	1,140	0,080	0,615	1052,8	143,09	5.35	122.22	7.09	0.235
Verdot greffé sur Aramon-Rupestris Ganzin n° 1.	1,300	0,080	0,725	1055,2	148,62	3.00	130.94	6.67	0.264
Verdot greffé sur Riparia-Rupestris 101^{14}.	1,220	0,060	0,625	1060,5	161,98	4.30	144.72	5.58	0.297
Verdot greffé sur Vialla.	1,130	0,070	0,610	1051,2	136,47	5.10	114.57	9.67	0 264

---

(1) L. Daniel et Ch. Laurent : *Sur les effets du greffage de la Vigne* (C. R., 22 février 1904).

L'examen de ce tableau fait voir immédiatement que, *cette année*, le *Verdot* a considérablement variée comme composition du moût suivant lequel il était greffé et que, par conséquent, la greffe a détruit l'équilibre de la composition normale de ce raisin. Considérons, par exemple, la richesse en sucre, on voit qu'elle a augmenté à la suite de la greffe sur 101^{14} et sur *Rupestris du Lot*, quand elle s'est simplement maintenue avec l'*Aramon Rupestris Ganzin* n° 1 et a diminué avec les autres sujets. Ces variations du sucre n'entraînent point des variations correspondantes dans les autres éléments du moût, ainsi qu'il est facile de s'en rendre compte, et à cet égard nos analyses confirment les conclusions de notre précédente note. Elles font voir une fois de plus l'importance et la difficulté du choix rationnel du sujet au point de vue de la qualité du vin.

Ces analyses montrent également que, d'une façon générale mais variable suivant les sujets, la greffe a réduit les proportions du tannin et de l'acidité. La diminution du tannin a déjà été constatée en Bourgogne, il y a quelque temps, par M. Curtel; elle expliquerait la conservation moindre des vins de certaines vignes greffées. Mais, dans le cas particulier du *Verdot*, la réduction si considérable de l'acidité est plus curieuse encore. L'on sait, en effet, que ce cépage, comme son nom l'indique, est cultivé en Gironde surtout à cause de sa richesse élevée en acides. Or, cette année, la greffe lui a fait perdre son acidité caractéristique, c'est-à-dire ce qui fait sa principale valeur en vinification.

Nous avons voulu voir en outre si les moûts étudiés se comporteraient de la même manière par rapport aux moisissures qui se développent sur ces liquides, quand ils sont exposés à l'air. Ces moûts ont été placés dans des vases stérilisés et abandonnés à la température du laboratoire, le 11 octobre dernier. Bien qu'il fussent ainsi dans des conditions sensiblement comparables, ayant tous été traités de la même manière, ils se sont comportés bien différemment. Les moûts des greffes sur *Rupestris du Lot*, 101^{14} et *Vialla* ont été attaqués au bout de 6 jours ; ceux des greffes sur *Riparia Gloire*, *Riparia tomenteux* et *Taylor-Narbonne* l'ont été au bout de 11 jours ; enfin ceux de la greffe sur *Aramon-Rupestris Ganzin* n° 1 et du *franc de pied* l'ont été au bout de 16 jours seulement. On peut donc dire que le déséquilibre produit par la greffe dans la composition chimique du raisin de *Verdot* a eu une influence sur la résistance des moûts aux moisissures. Ces résultats (s'ils ne correspondent pas à un cas particulier comme il sera facile de le voir par d'autres expériences) montrent que la greffe peut, dans certains cas, avoir sa part de responsabilité dans les maladies des vins, si fréquentes et si redoutables aujourd'hui. L'inégalité de résistance suivant les plantes servant de support fait voir que, sous ce rapport, il y aurait encore lieu de faire un choix rationnel des sujets, si c'est possible.

SUR QUELQUES FLEURS ANORMALES

D'*AGAVE MEXICANA* ET D'*AGAVE VIVIPARA*

par M. MAIGE.

On n'a signalé jusqu'à présent que peu de cas tératologiques sur les fleurs des diverses espèces du genre *Agave*. Quelques exemples de synanhie ou de prolifération, la production de bulbilles sur les inflorescences de nombreuses espèces sont à peu près les seuls faits importants actuellement connus (1). J'ai eu l'occasion d'observer à Alger, un certain nombre d'espèces du genre *Agave*, et j'ai constaté sur plusieurs d'entre elles, la formation de fleurs anormales très abondantes.

Ces fleurs apparaissent quelque temps après la floraison, soit sur la hampe florale, soit sur les rejets florifères qui poussent à la base du tronc. Elles offrent les anomalies les plus variées. Dans cette note je décrirai quelques-unes des fleurs les plus intéressantes que j'ai observées sur l'*Agave mexicana* et l'*Agave vivipara*.

Je rappellerai brièvement la constitution normale des fleurs d'*Agave* : perianthe régulier campanulé à 6 divisions, trois externes (sépales), trois internes (pétales), androcée de 6 étamines opposées aux pièces du périanthe et soudées avec elles à la base, ovaire infère formé de trois carpelles à placentation axile renfermant chacun deux rangées d'ovules, style unique, stigmate trilobé.

AGAVE MEXICANA

Fleur N° 1. — Le perianthe est composé de 5 pièces que je numéroterai en tournant dans le sens des aiguilles d'une montre.

Les pièces 1, 3, 5 n'offrent aucune particularité intéressante.

---

(1) Masters : *Vegetable Teratologie*, 1869.
Peuzig : *Pflanzen Teratologie*, 1894.

La pièce n° 2 porte latéralement à sa partie supérieure une moitié d'anthère, et elle est en outre concrescente à sa base avec le filet d'une étamine. Ce filet se bifurque vers la moitié de sa longueur, en deux filaments plus étroits adhérents légèrement à cette pièce et portant chacun à leur extrémité une demi anthère (fig. 1). La pièce n° 4 présente de même que la précédente, une étamine à filet concrescent avec elle et bifurqué. A l'intérieur du perianthe on trouve une étamine ordinaire opposée à la pièce n° 3.

L'ovaire ne comprend qu'une seule loge renfermant deux rangées d'ovules normaux ; il est constitué par un seul carpelle et le style qui le prolonge reste ouvert et porte sur un de ses bords une rangée d'ovules.

Fleur N° 2. — Périanthe de cinq pièces. Androcée constitué par trois étamines dont deux sont normales ; chez la troisième une moitié de l'anthère est beaucoup plus longue que l'autre. L'ovaire comprend trois carpelles s'individualisant à la partie supérieure en trois styles entièrement distincts, dont l'un est concrescent sur une partie de sa longueur avec le filet de l'une des étamines.

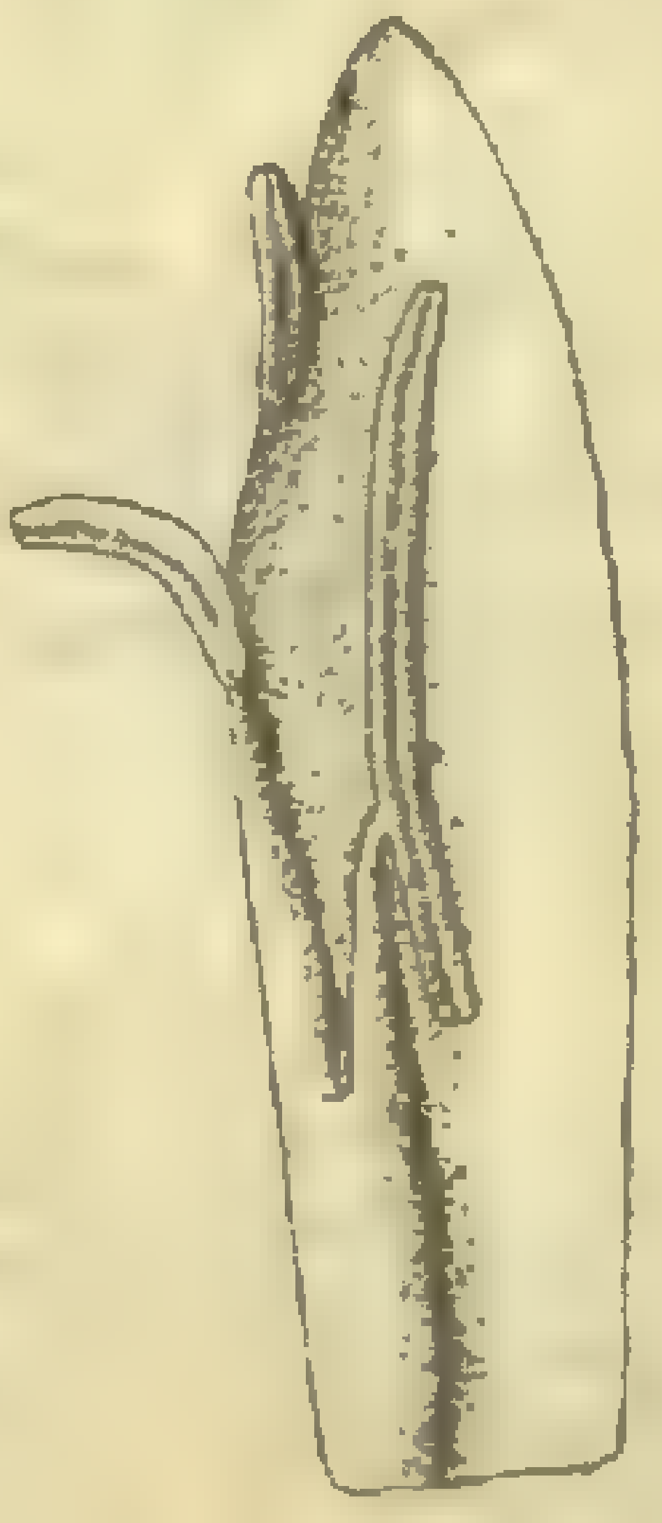


Fig. 1. — Pièce N° 2 du périanthe (fleur N° 1).

Fleur N° 3. — La fleur naît au centre d'un bulbille. Le périanthe comprend cinq pièces : la pièce n° 1 a la forme normale, mais elle porte sur un de ses côtés un bourrelet renfermant deux sacs polliniques ; l'un de ces sacs est normal, l'autre est atrophié et dépourvu de tout tissu mécanique (fig. 2). Tous deux renferment des grains de pollen.

La pièce n° 2 quoique ayant la forme d'un sépale se présente en coupe transversale comme une étamine aplatie renfermant quatre sacs polliniques. Un seul de ces sacs est normalement développé, les trois autres sont réduits à une cavité extrêmement étroite bordée vers l'extérieur seulement de tissu mécanique (fig. 3) ; tous renferment des grains de pollen.

La pièce n° 3 est normale.

La pièce n° 4 a la forme d'une lame aplatie portant à sa partie supérieure d'un côté une anthère, de l'autre, un prolongement foliacé soudé dans toute sa longueur à deux sacs polliniques, cette pièce peut être considérée comme formée par la concrescence de deux étamines, l'une complète, l'autre réduite.

La pièce n° 5 a la forme ordinaire d'un sépale, mais elle porte en son milieu sur une partie de son étendue un léger bourrelet se présentant en coupe transversale comme un sac pollinique. C'est donc une pièce du périanthe légèrement transformée en étamine. A l'intérieur du périanthe ainsi constitué on trouve quatre étamines normales opposées aux pièces 1, 2, 3, 5 et un style tordu prolongement d'un ovaire à trois loges.

Fleur N° 4. — Le périanthe comprend quatre pièces de conformation tout-à-fait normale. Vis-à-vis de chacune d'elles se trouve une étamine, de sorte que la fleur se trouverait bâtie sur le type quatre, si l'ovaire ne présentait ses trois carpelles normaux renfermant chacun deux rangées d'ovules. Ces carpelles se continuent à l'intérieur de la fleur par un style ouvert où il est facile de distinguer les prolongements de chacun d'entre eux ; tous sont bordés intérieurement de tissu conducteur, et l'un d'eux présente sur sa face convexe deux sacs polliniques peu développés dépourvus de tissu mécanique, mais renfermant cependant quelques grains de pollen.

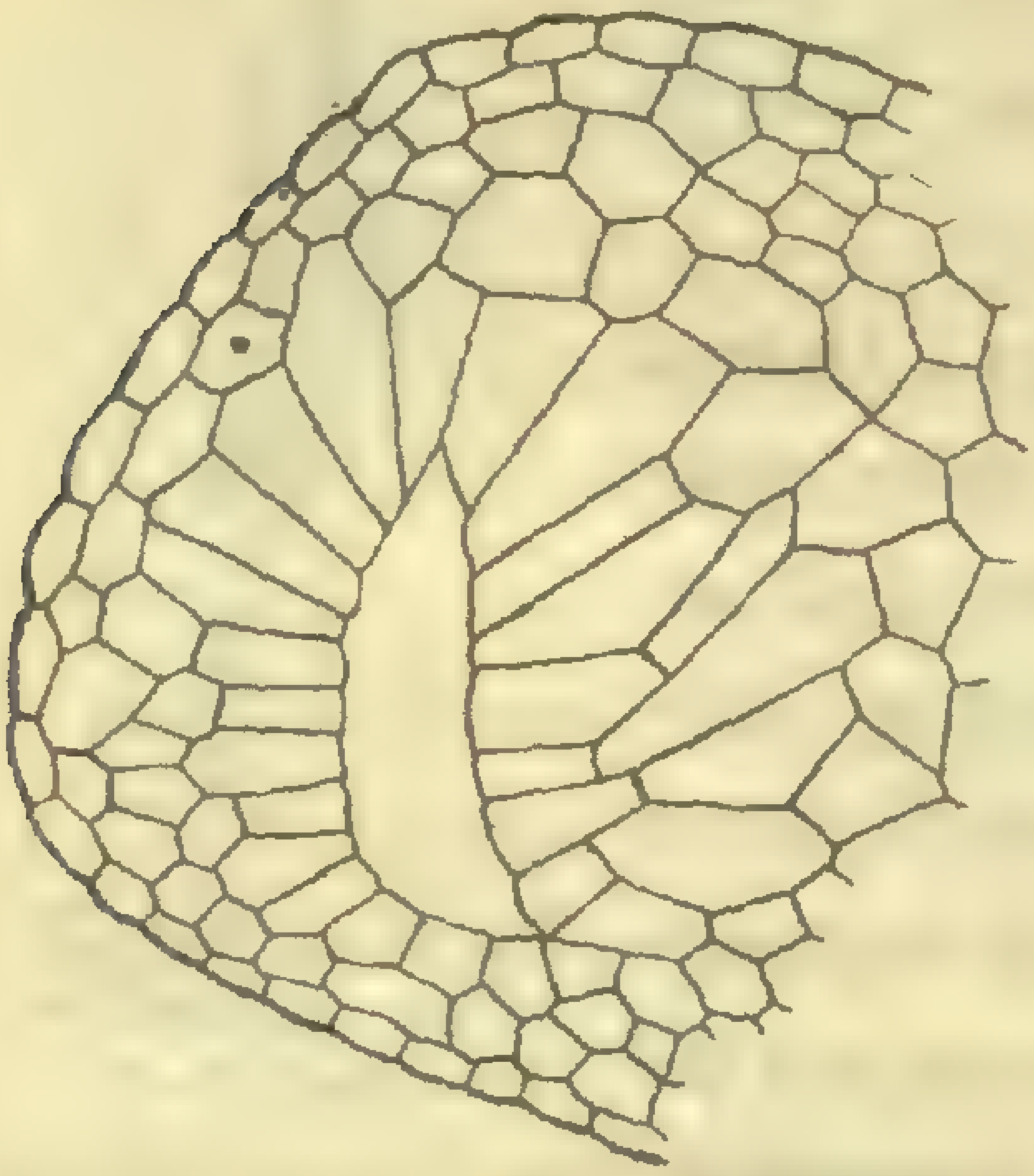


Fig. 2. — Sac pollinique atrophié dont la cavité est réduite à une fente et le tissu mécanique absent (fleur n° 3).

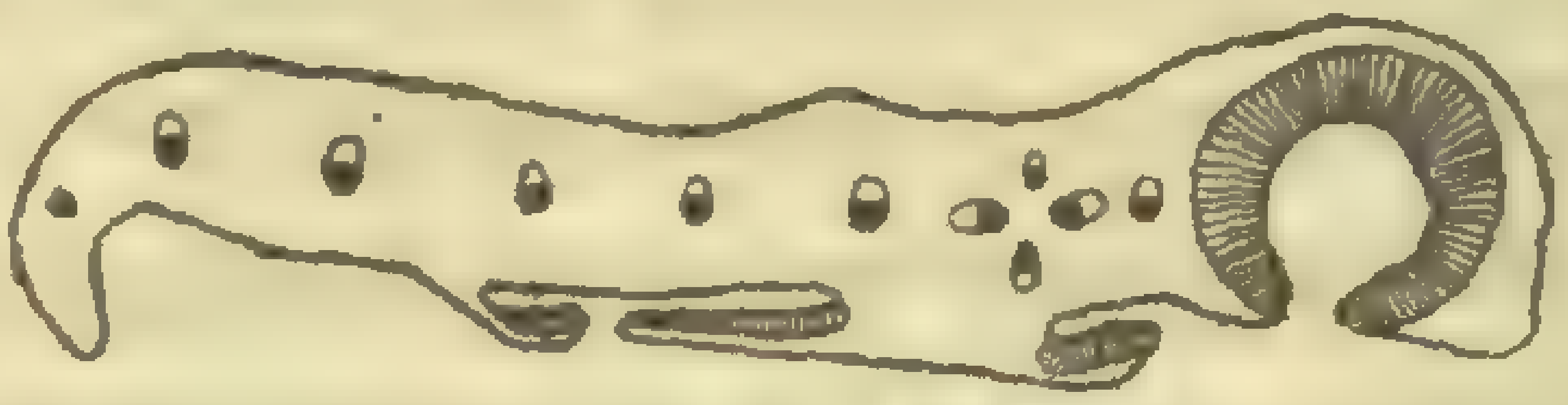


Fig. 3. — Coupe transversale à travers la pièce N° 2 représentant une étamine avec un seul sac pollinique bien développé ; les autres étant réduits à des cavités aplaties ; le tissu mécanique est représenté par des rayures (fleur n° 3).

Fleur N° 5. — Périanthe de 5 pièces.

Aux pièces 1, 2, 3, sont opposées trois étamines. La pièce n° 5 est soudée à deux autres pièces internes ; l'une d'elles se prolonge à sa partie supérieure par deux sacs polliniques, c'est une étamine réduite ; l'autre dont la forme est légèrement concave, présente sur sa face interne du tissu conducteur et dans une de ses parois latérales un sac pollinique rudimentaire ; elle participe à la fois du style et de l'étamine. Le sac pollinique est dépourvu de tout tissu mécanique et ne renferme que quelques grains de pollen.

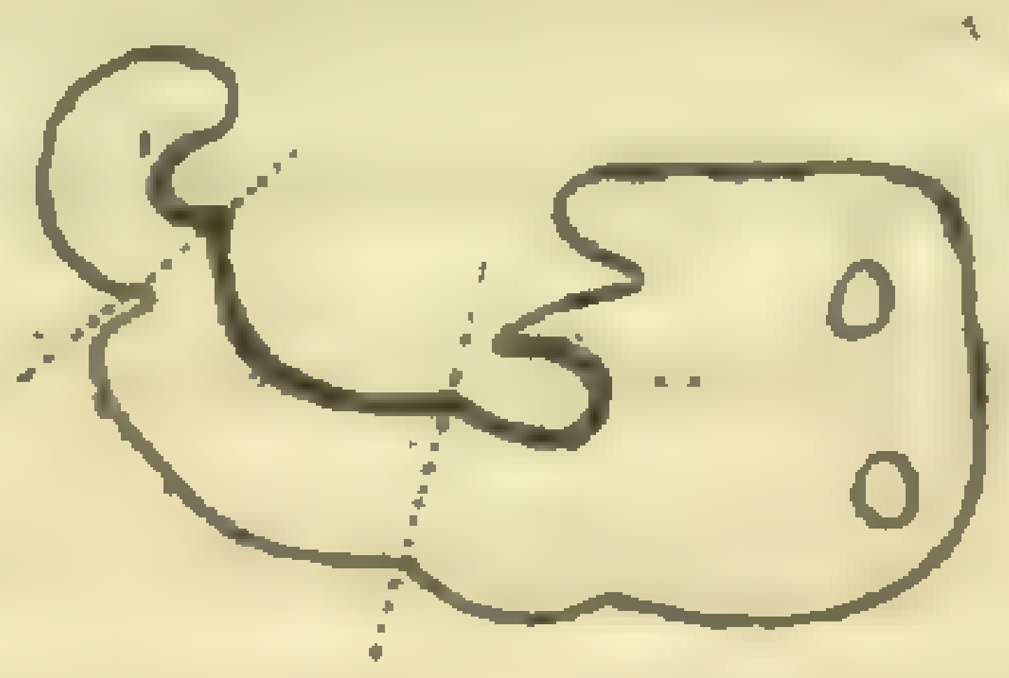


Fig. 4. — Coupe à travers le style de la fleur n° 4 ; les traits pointillés marquent les lignes de séparation des trois carpelles dont celui de droite renferme deux sacs polliniques ; la partie figurée en trait épaissi représente le tissu conducteur.

Au centre le style apparaît comme composé de deux lobes ouverts, un grand et un petit, ce dernier logé dans la concavité formée par le premier. L'ovaire est des plus curieux. Une coupe faite à la base (fig. 5) montre qu'il est constitué par trois carpelles. Deux d'entre eux C_1, C_2, ont une constitution normale, leur placentation est axile et ils renferment chacun deux rangées d'ovules. Ces deux carpelles au lieu de se rejoindre par leurs bords au centre de l'ovaire, se touchent latéralement laissant entre eux un espace libre dans lequel se loge le troisième carpelle C_3 ; la paroi dorsale de ce carpelle se

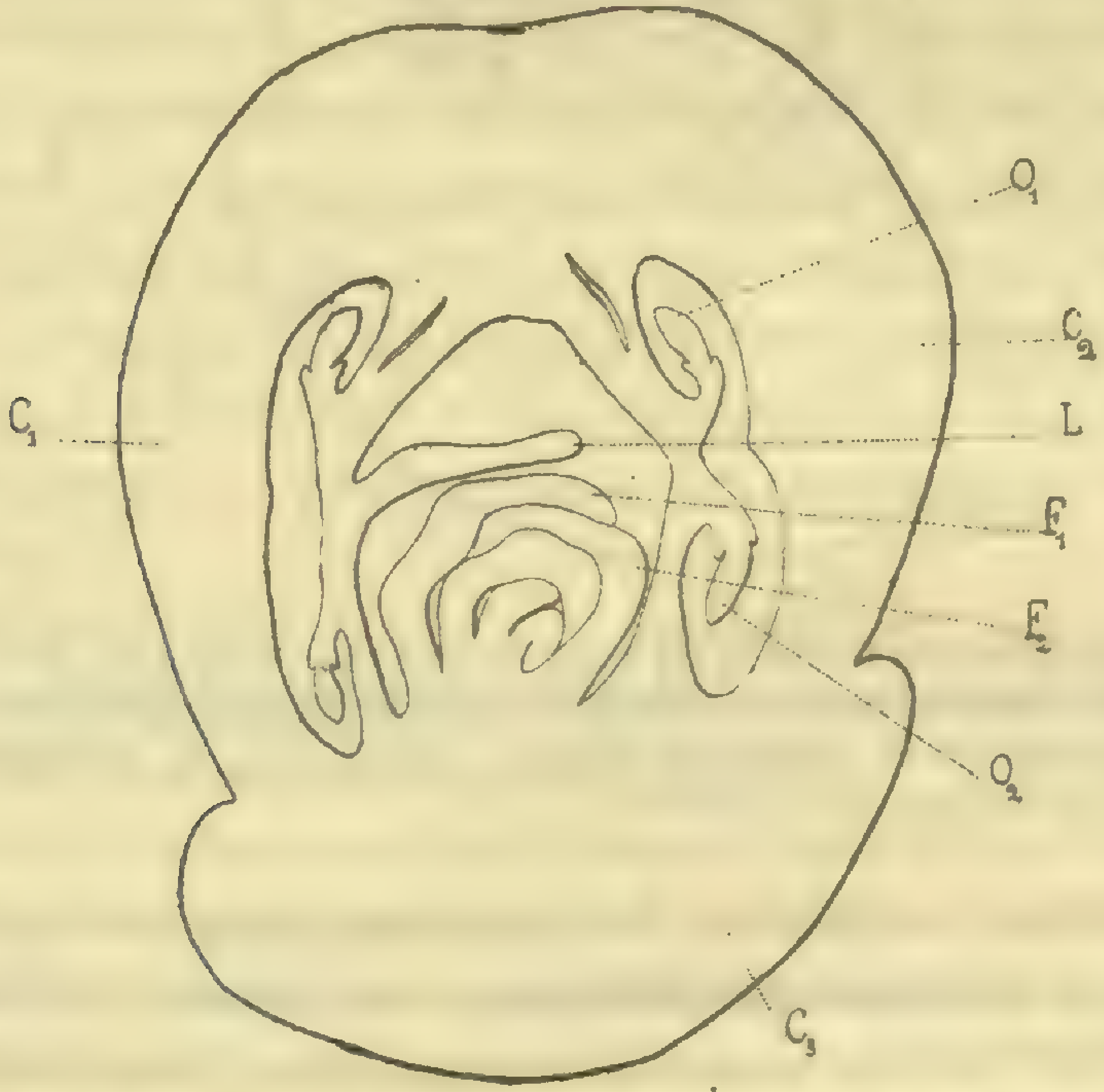


Fig. 5. — Coupe transversale à la base de l'ovaire de la fleur n° 5; C_1, premier carpelle ; C_2, deuxième carpelle ; C_3, troisième carpelle ; F_1, F_2, lames foliaires soudées à la paroi du carpelle C_3 ; L, languette stérile : O_1, O_2, ovules insérés sur les placentas du carpelle C_2.

reconnaît aisément, ses parois latérales doivent être considérées comme soudées à celles de C_1 et C_2 ; elles s'individualisent d'ailleurs au sommet par deux fentes. Dans la coupe que nous décrivons, ce carpelle ne porte aucun ovule, mais sa face dorsale présente en son milieu une série de pièces aplaties, repliées les unes sur les autres comme les feuilles d'un bourgeon et dont les plus importantes sont les deux plus externes F_1 et F_2. La face latérale de ce même carpelle est également munie d'une sorte de languette foliacée L.

Une coupe faite un peu plus haut dans l'ovaire (fig. 6) montre

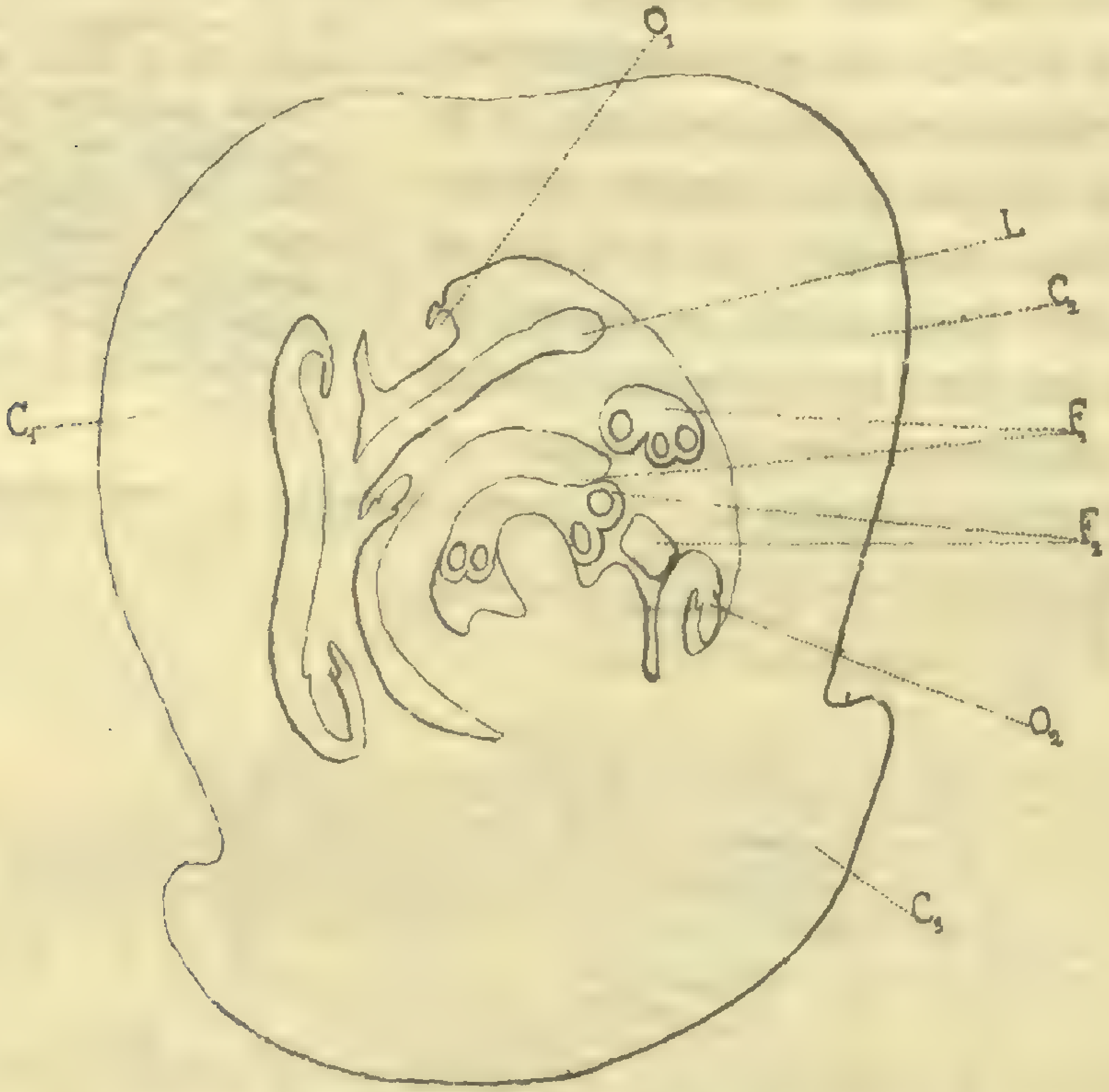


Fig. 6. — Coupe faite à la hauteur du tiers de l'ovaire de la fleur N° 5 ; C_1, C_2, C_3, carpelles : F_1, lame foliacée et anthère à 3 sacs polliniques ; F_2, filet et anthère à 4 sacs polliniques ; L, languette foliacée stérile : O_1, O_2, ovules insérés sur les placentas pariétaux du carpelle C_2.

les modifications suivantes : la cloison séparant le carpelle C_3 du carpelle C_2 a disparu complètement ; ce dernier est largement ouvert et présente une placentation pariétale ; une seule rangée d'ovules est normalement développée, l'autre est plus ou moins atrophiée. Dans la cavité commune provenant de la réunion de celles de C_2 et C_3, on retrouve la languette L présentant à sa base une rangée d'ovules. La pièce F_1 est maintenant composée de deux parties, une partie foliacée et une anthère comprenant trois sacs polliniques ; la pièce F_2 est aussi décomposée en deux autres dont l'une représente le filet et l'autre l'anthère d'une même étamine. Les autres pièces centrales ont disparu. Une série de coupes pratiquées dans l'ovaire permet de se rendre compte de la forme des pièces F_1 et F_2. La pièce F_1 est une lame foliacée soudée sur presque toute sa longueur à la paroi du carpelle dont elle ne s'isole qu'au sommet ; elle présente latéralement une anthère concrescente avec elle-même dans sa partie supérieure, mais s'en séparant dans la partie inférieure (en particulier au niveau de la coupe représentée figure 6). Cette anthère possède quatre sacs polliniques dans sa région moyenne, mais elle n'en a plus que trois dans sa partie inférieure et deux seulement à peine développés dans la zone voisine du style. A ce niveau, la pièce F_1 se détache de la paroi carpellaire pour venir former le petit style dont nous avons parlé plus haut. Ce petit style est inclus dans un autre plus allongé qui est constitué par le prolongement des carpelles C_1 et C_2.

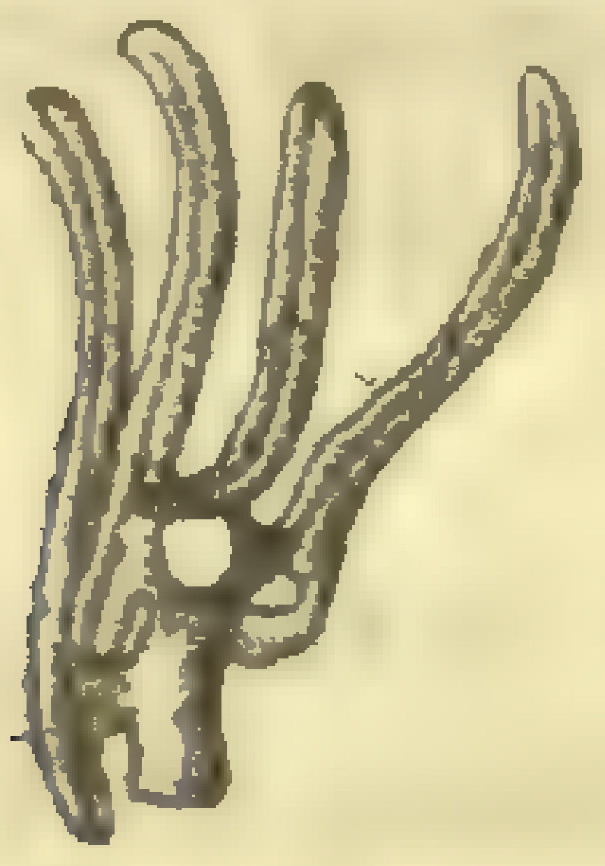
Quant à la pièce F_2, c'est une étamine soudée à la paroi du carpelle par la base aplatie de son filet (fig. 5). Ce dernier porte à son extrémité une anthère très courte. La coupe représentée figure 6 a été faite un peu au-dessous de l'insertion du filet sur l'anthère.

Fleur N° 6. — Le périanthe est composé de quatre pièces au milieu desquelles on aperçoit un groupe d'anthères. La pièce n° 1 est normale. La pièce n° 2 présente latéralement un sac pollinique. La pièce n° 3 possède deux sacs polliniques : un latéral et un médian. La pièce n° 4 présente deux sacs polliniques soudés à l'un de ses côtés.

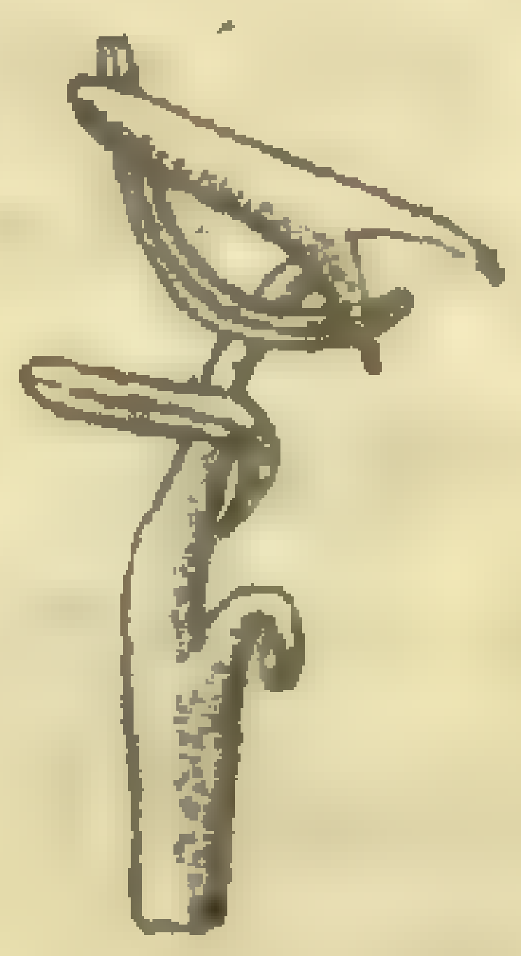
A l'intérieur du périanthe on rencontre de nombreuses étamines ; un premier verticille de ces étamines comprend trois parties distinctes. La première opposée à la pièce n° 1 du périanthe est formée de trois anthères normales supportées par des filets concrescents sur la plus grande partie de leur longueur. La seconde opposée à la pièce n° 2 comprend une étamine simple, ordinaire ; enfin la troisième opposée aux pièces 3 et 4 du périanthe est formée par la concrescence de 4 étamines soudées les unes aux autres sur une partie plus ou moins longue de leur filet (fig. 7). Dans toutes les étamines de cette fleur, le filet s'insère non pas au milieu de l'anthère mais vers sa base, et fréquemment les deux moitiés de l'anthère se séparent au-dessous du point d'insertion, en formant deux petits prolongements distincts. On arrive assez facilement dans une coupe transversale du filet commun à distinguer les faisceaux qui correspondent à chacune des étamines concrescentes.

A l'intérieur de ce premier verticille d'étamines, on en observe un second constitué par des étamines de dimension extrêmement réduite ; la première opposée à la pièce n° 1 du périanthe est formée par une petite écaille, dans laquelle on ne peut distinguer ni filet ni anthère, et qui porte latéralement un sac pollinique atrophié.

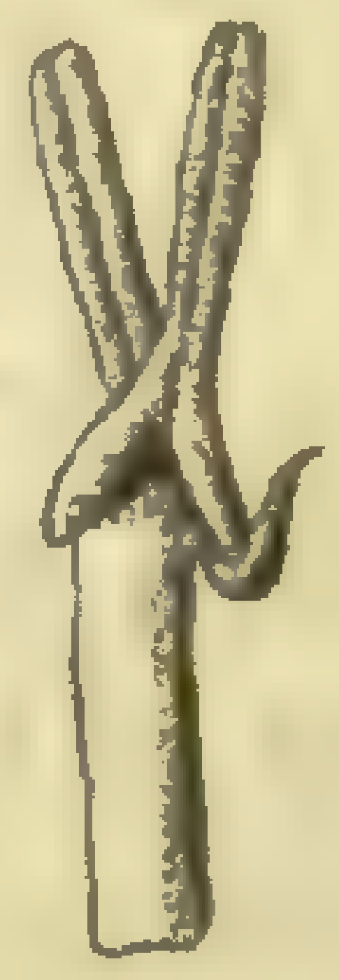
Une deuxième étamine opposée à la pièce n° 2 présente un court filet aplati, portant une anthère à deux sacs polliniques, un de chaque côté ; l'un de ces sacs est normalement constitué, tandis que l'autre est atrophié ; le filet est inséré vers la base de l'anthère, et les deux moitiés de celles-ci s'écartent en formant deux petits prolongements.



A



B



C

Fig. 7 (A). — Pièce formée par la concrescence de quatre étamines (fleur n° 6).
Fig. 8 (B). — Pièce formée par la concrescence des filets de quatre étamines ; l'anthère la plus inférieure est de dimensions très réduites et ne possède que deux sacs polliniques (fleur n° 7).
Fig. 9 (C). — Pièce formée par la concrescënce de deux étamines (fleur n° 7).

L'étamine opposée à la pièce n° 3 du périanthe a la forme d'une lame portant de chaque côté un sac pollinique normalement développé ; enfin celle qui est située vis-à-vis de la pièce n° 4 présente aussi deux sacs polliniques, mais du même côté.

Au centre de ce deuxième verticille d'étamines, à la place qu'occuperait normalement le style, on trouve deux étamines soudées ensemble par leurs filets et dont les anthères très courtes renferment quatre sacs polliniques normalement développés.

Une coupe dans la partie figurant l'ovaire ne montre aucun carpelle et aucun caractère permettant de croire à l'existence de l'ovaire ; les nombreux faisceaux libéro-ligneux sont absorbés par les pièces du périanthe et par les étamines de sorte que l'on est conduit à considérer cette partie comme formée par la simple soudure des pièces décrites précédemment. Dans ces conditions l'organe situé à la place de l'ovaire aurait la valeur morphologique d'un simple pédoncule floral et la fleur serait une fleur exclusivement mâle.

Fleur N° 7. — Cette fleur présente des anomalies analogues à la fleur précédente.

Le périanthe comprend quatre pièces soudées à leur base en une sorte d'entonnoir d'où l'on voit émerger une masse confuse d'étamines. Vis-à-vis la pièce n° 1 on trouve une étamine d'aspect normal mais dont l'anthère ne renferme qu'un seul sac pollinique ; l'emplacement d'un deuxième sac est marqué par la formation d'une petite plage de tissu mécanique, mais aucune cavité ne se différencie et naturellement aucun grain de pollen. A l'opposé de la pièce n° 2 du périanthe on trouve une étamine normale et une pièce formée par la concrescence de quatre étamines ; les filets de ces quatre étamines sont entièrement soudés, les anthères sont libres, l'une d'elles renferme seulement deux sacs polliniques, les autres sont normales. Vis-à-vis la pièce n° 3 on trouve de même une étamine normale et une pièce formée par la soudure de quatre étamines ; ces quatre étamines ont leurs filets concrescents en une seule masse sur laquelle s'insèrent les anthères à différents niveaux ; l'une de ces dernières est réduite à deux sacs polliniques (fig. 8).

A l'opposé de la pièce n° 4 du périanthe on trouve de même deux étamines concrescentes par leur filet, et dont les anthères se séparent à la partie inférieure (fig. 9). Au centre de la fleur, à la place occupée normalement par le style, se trouve une lame aplatie contournée et portant sur un de ses bords deux sacs polliniques ; à l'autre bord est soudé un filet qui porte à son extrémité une anthère à deux sacs polliniques. On ne trouve aucune trace d'ovaire dans la partie située au-dessous du plan d'insertion des étamines, qui doit être considérée comme formée simplement de la concrescence des différentes parties de la fleur que nous venons d'énumérer.

Fleur N° 8. — Le périanthe est formé de quatre pièces ; l'une d'entre elles présente à son extrémité supérieure une dépression à laquelle correspond un sillon longitudinal, ce qui permet de penser qu'elle est formée de la soudure de deux autres. Au milieu du tube formé par le périanthe on voit sortir de nombreuses anthères dont les filets sont plus ou moins concrescents.

Vis-à-vis la pièce n° 1 du périanthe on trouve une étamine dont le filet est libre à sa base de toute adhérence et concrescent à sa partie supérieure avec la moitié inférieure de l'anthère.

Toutes les autres étamines sont soudées sur une longueur d'un demi-centimètre environ par la base de leurs filets en un organe central qui occupe le milieu de la fleur. Cet organe se divise à son extrémité supérieure en plusieurs parties dont chacune est formée par la concrescence d'un nombre plus ou moins grand d'étamines. L'une d'elles opposée à la pièce n° 2 du périanthe est constituée par la soudure des filets de trois étamines dont les anthères restent libres ; ces anthères se bifurquent à leur base et c'est au point où se produit la séparation qu'a lieu l'insertion de l'anthère sur le filet commun par un pédicelle plus ou moins épais. — Chacune de ces anthères présente en section transversale quatre bourrelets correspondants aux sacs polliniques, mais tous ne sont pas fertiles. Dans deux des étamines deux bourrelets restent stériles, formés d'un parenchyme ordinaire, où l'on ne distingue aucune cavité; dans la troisième un seul de ces bourrelets reste stérile.

Une seconde partie de l'organe central opposée à la pièce n° 5 se compose comme la précédente de trois étamines soudées par leurs filets et présentant les mêmes anomalies. Une seule de ces étamines possède quatre sacs polliniques bien développés, les deux autres ont chacune deux sacs polliniques et deux bourrelets stériles. Enfin vis-à-vis la pièce n° 4 du périanthe se trouvent deux autres parties formées chacune par la concrescence des filets de deux étamines avec les mêmes anomalies signalées plus haut aux points d'insertion des filets sur les anthères. Chacune de ces étamines possède quatre sacs polliniques normalement développés.

Au centre enfin des quatre pièces que nous venons de décrire se trouve une dernière partie formée par la concrescence des filets de deux étamines présentant les mêmes anomalies que précédemment. Ce dernier organe occupe l'emplacement du style. Une coupe dans la partie de la fleur située au dessous ne dénote aucun vestige de l'ovaire qui est absent comme dans les fleurs précédentes.

Fleur N° 9. — Le périanthe comprend trois pièces externes de dimensions très différentes : une grande, une moyenne, une très petite, et deux pièces internes. L'une de ces dernières, aplatie à sa base, et portant latéralement une demi-anthère à sa partie supérieure, est soudée au filet d'une étamine. La deuxième pièce interne présente la même constitution, mais avec une forme plus régulière.

Au centre se trouve le style divisé en deux parties dans sa région supérieure ; l'ovaire n'est différencié qu'à sa partie supérieure, où il ne présente d'ailleurs que deux petites fentes à lumière très étroite et où ne se trouve aucun ovule.

Fleur N° 10. — Périanthe de cinq pièces ; deux étamines normales ; deux étamines à trois sacs polliniques et à anthère bifurquée à sa partie inférieure ; deux étamines à filets concrescents. Le style a la forme d'une lame concave portant à son intérieur du tissu conducteur et dans sa paroi un sac pollinique.

Fleur N° 11. — Périanthe de cinq pièces : trois externes et deux internes, dont l'une porte latéralement un sac pollinique ; deux étamines normales à filets concrescents sur toute leur longueur ; deux étamines à filets soudés à la base ; une étamine anormale présentant de chaque côté un sac pollinique atrophié.

L'ovaire est de conformation ordinaire.

AGAVE VIVIPARA

Fleur N° 1. — Le périanthe comprend six pièces, trois externes, trois internes ; l'une de ces dernières présente latéralement un bourrelet renfermant trois sacs polliniques. A l'intérieur du périanthe on trouve quatre étamines normales, et au centre un ovaire formé de deux carpelles bien développés.

Fleur N° 2. — Le périanthe comprend quatre pièces ; à l'intérieur on trouve deux étamines seulement. L'ovaire présente trois carpelles normaux et se prolonge par un style portant sur une grande partie de sa longueur un bourrelet formé de trois sacs polliniques.

Fleur N° 3 (fig. 10). — Le périanthe est formé de quatre pièces soudées à la base, distinctes au sommet ; l'une d'entre elles, plus épaisse que les autres, présente à son intérieur une cavité renfermant une rangée d'ovules ; cette cavité s'ouvre légèrement à la partie supérieure.

Fleur N° 4 (fig. 11). — Le périanthe comprend quatre petites pièces de dimensions très réduites dont l'une plus grande porte latéralement deux sacs polliniques. A l'intérieur on trouve deux petites étamines mais aucune trace de style ni d'ovaire.

Fleur N° 5. — Le périanthe se compose de trois petites pièces ; en son centre on aperçoit un carpelle ouvert, portant sur un de ses bords une rangée d'ovules.

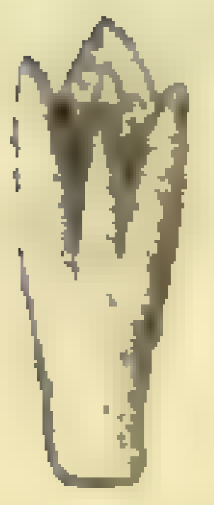


Fig. 10 (A). — Fleur n° 3.

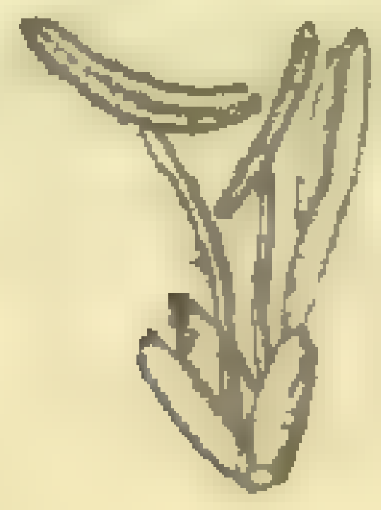


Fig. 11 (B). — Fleur n° 4.

Fleur N° 6. — La fleur est constituée par un périanthe de deux petites pièces, à côté desquelles on trouve une étamine.

Fleur N° 7. — La fleur n'est composée que d'une seule petite pièce représentant le périanthe et d'une étamine.

Fleur N° 8. — Cette fleur comprend un périanthe formé d'une pièce unique et un carpelle renfermant deux rangées d'ovules.

Les fleurs qui me resteraient à décrire, si on peut encore leur donner ce nom, sont réduites à de simples pièces isolées, qui poussent à côté ou au centre des bulbilles et qui ne méritent pas une description particulière. On trouve ainsi une quantité de pièces intermédiaires entre les feuilles et les étamines, et entre les feuilles et les carpelles. J'ai rencontré le plus fréquemment des pièces aplaties portant latéralement deux sacs polliniques, et d'autres ayant l'aspect de petites feuilles, mais présentant dans leur épaisseur une ou deux cavités renfermant deux rangées d'ovules.

En résumé, les *principales modifications* tératologiques que nous avons rencontrées dans cette étude sont les suivantes :

1° *Augmentation ou réduction (pouvant aller jusqu'à la suppression) du nombre des pièces du périanthe, de l'androcée et du pistil.*

2° *Concrescence : 1) des pièces du périanthe entre elles ; 2) des étamines entre elles ; 3) des étamines avec le périanthe ; 4) des étamines avec le style.*

3° *Dissociation du style, du filet et de l'anthère des étamines*

4° *Transformation partielle des pièces du périanthe en étamines, du style en étamine, remplacement des ovules par des sacs polliniques.*

5° *Avortement dans les anthères d'un nombre plus ou moins grand de sacs polliniques, disparition du tissu mécanique.*

6° *Réduction plus ou moins grande dans les dimensions de toutes les pièces de la fleur et déformation de toutes sortes de ces différentes pièces.*

REVUE DES TRAVAUX
DE TÉRATOLOGIE VÉGÉTALE
PARUS DE 1895 à 1899 *(Suite)*.

Modifications de forme. — Parfois l'absence des branches peut donner aux arbres qui présentent cette anomalie un aspect bien spécial. C'est ce que M. **Moreillon** (1) décrit pour une forme très curieuse du Sapin argenté. Les exemplaires, rares, du reste, ont environ un mètre et demi de hauteur ; ils ne présentent aucune branche et ne s'allongent que très lentement par le sommet. Cette forme *irramosa* peut être considérée comme provenant de la variété *virgata* dont elle accentuerait la dégénérescence.

Les formes du *Picea excelsa* sont très nombreuses en Suisse et M. **Schröter** (2) en caractérise dix-huit en quelques lignes. Il distingue d'abord les formes produites par l'influence du climat, de la localité, des animaux, etc., avec caractères non héréditaires [Épicéa conique, cylindrique, géminé, à candélabre, à gerbe, à gazon, à stolons, nain, étalé, brouté par des chèvres ; ce dernier cas signalé aussi par M. **Borg** (3)] ; puis les formes non produites par les conditions extérieures, mais à caractères héréditaires, ne se trouvant qu'isolées ou en petit nombre (Épicéa pleureur, flagellaire, nain, à colonne, vergé) ; enfin les variétés à caractères héréditaires, géographiquement localisées (Épicéa à cônes verts, rouges, alpestre, intermédiaire).

M. **Christ** (4) a même décrit une dix-neuvième forme (*f. strigosa*) à ramilles très nombreuses, divergentes de tous côtés.

Enfin, M. **Brenner** (5) a montré comment la forme nouvelle *oligoclada* se distingue de la forme *virgata* par des bras de deuxième ordre peu développés.

M. **Filarsky** (6) a rencontré en Hongrie une intéressante forme du

---

(1) M. Moreillon : *Les Sapins sans branches de Chaumont* (Neuchâtel, Bul. soc. sci. nat., t. 24, 1896, 1 pl.).

(2) C. Schröter : Arch. Sci. Phys., Genève, (4) t. 4, 1897, p. 475-478.

(3) V. Borg : Helsingfors, Medd. Soc. Fauna et Fl. Fenn., 1895, p. 35.

(4) H. Christ : Arch. Sci. Phys , Genève, (4) t. 4, 1897, p. 478.

(5) M. Brenner : Picea excelsa *f.* oligoclada *n. f.* (Helsingfors, Medd. Soc. Fauna et Fl. Fenn., 1895, p. 7).

(6) F. Filarsky : Sitz. naturw. Ges. Budapest, nov. 1899, in Bot. Centralbl., Cassel, t. 82, 1900, p. 271.

Picea excelsa, dont on ne connaît que six exemplaires en Suisse, et nommée « csodafa » ou « Wunderbaum » par le peuple magyar; c'est un très bel exemple de cladomanie : une des moitiés de l'arbre est normalement constituée tandis que l'autre s'est développée en une sorte de colonne dichotome (var. *columnaris*).

Les branches aciculaires du Genévrier commun peuvent parfois se transformer en rameaux écailleux, semblables à ceux que possèdent les espèces de la section du *Juniperus Oxycedrus*; c'est ce que décrit et figure M. SECALL (1). Le dimorphisme inverse est parfois présenté par le *J. thurifera*.

B. — STRUCTURES ANORMALES.

Chichi. — D'après M. FUJII (2) les productions appelées « chichi » au Japon constituent sur les tiges âgées de *Ginkgo* des excroissances cylindriques ou longuement coniques, à extrémité arrondie, qui croissent en général verticalement, isolées ou réunies. Leur diamètre varie de quelques centimètres jusqu'à plus de trente. Ces excroissances ressemblent beaucoup à des rameaux normaux et ne s'en distingent que par une écorce écailleuse et l'absence de feuilles. Le plus souvent on les observe à l'extrémité de vieilles branches brisées, à l'aisselle de fortes branches adventives ou au niveau des greffes, en relation avec les formations de cal; on les rencontre parfois sur les racines.

La section transversale d'un « chichi » âgé de plusieurs années montre un certain nombre d'anneaux ligneux annuels comme dans une tige ou une racine; les plus périphériques de ces anneaux sont relativement minces, tandis que ceux situés près du centre sont subitement très épais. Sur une coupe longitudinale, ces anneaux annuels forment des couches en forme d'U ; l'épaisseur de chacune de ces couches augmente graduellement depuis l'extrémité des bras de l'U jusqu'à la base où elle peut atteindre parfois deux centimètres. Un certain nombre de massifs parenchymateux allongés sont disposés radialement dans la partie centrale de la section ; ils atteignent souvent l'écorce et sont plus spécialement abondants à la pointe du chichi.

Les trachéides du bois ont des courses sinueuses et se présentent dans les sections transversales avec des orientations variées; les rayons médullaires sont accrus en volume et l'ensemble de la région ligneuse en devient irrégulière. Mise à nu, la surface du bois du chichi se montre très onduleuse et garnie de protubérances coniques terminées par un petit bourgeon : ces protubérances représentent ainsi de petites pousses ayant plusieurs années, enfermées sous les tissus de l'écorce.

---

(1) J. Secall : *Dimorfismo notable. Descripción de un caso teratológico.*

(2) K. Fujii : *On the Nature and Origin of so-called « Chichi » (Nipple) of* Ginkgo biloba, *L.* (*Preliminary note*) (Tokyo, Bot. Mag., t. 9, 1895, p. 440-444, pl. VIII).

L'ensemble de tous ces caractères anatomiques permet à l'Auteur de rapprocher le chichi, malgré sa taille extraordinaire, du Maserkropf des auteurs allemands, dont il n'est qu'un cas particulier en raison de sa forme cylindrique ; aussi M. Fujii propose-t-il de le nommer Masercylinder.

Lianes. — La structure anomale des Lianes a donné lieu à quelques travaux. M. Chodat (1) a étudié une belle liane, recueillie aux îles Borromées, le *Pachyrhizus montanus*, appartenant à la tribu des Phaséolées. Les jeunes rameaux montrent de bonne heure un anneau de bois axial dépourvu de grands vaisseaux et de parenchyme ligneux. Le bois ultérieur n'est pas aussi compact : de larges rayons médullaires le divisent en bandes radiales interrompues tangentiellement par des ponts de parenchyme pouvant contenir des îlots de fibres ; ses éléments ligneux possèdent de très grands vaisseaux ; le liber atteint une épaisseur considérable. Il se produit, en outre, dans le péricycle, des assises génératrices partielles qui se rejoignent peu à peu et fournissent de nouvelles couches de bois et de liber, c'est-à-dire un anneau libéro-ligneux surnuméraire.

Un grand nombre de tiges de lianes présentent une anomalie très curieuse qui consiste en un *fractionnement du bois secondaire.* M. Schenck (2) avait autrefois expliqué cette anomalie par la *délignification* des cellules suivant des lignes radiales, mais, devant les critiques précises de M. Gilg et de M. Warburg, il dut examiner de nouveau ses matériaux et adopter avec ces Auteurs l'idée d'un *parenchyme de dilatation*. Ses recherches ultérieures le conduisirent en 1895 à étudier une liane de la Famille des Acanthacées, appartenant au genre *Mendoncia* (*M. Velloziana*). Dans la tige, les formations nouvelles de cambium entraînent un étirement tangentiel qui détermine des ruptures longitudinales dirigées suivant des rayons et l'anneau du bois se fractionne en quatre morceaux presque réguliers. De plus, la tension agissant comme une irritation sur les cellules périphériques médullaires, celles-ci se divisent et donnent naissance au parenchyme de dilatation qui pénètre dans les fentes du bois axial.

M^{lle} Tchouproff (3) a repris la même étude sur des échantillons d'une autre espèce de *Mendoncia* ; ses recherches ne modifient pas la théorie du phénomène telle qu'elle a été établie par M. Schenck :

---

(1) R. Chodat : *Sur la structure anomale de la liane* Pachyrhizus montanus *DC.* (Genève, Bul. Boissier, t. 3, 1895, p. 139-140).

(2) H. Schenck : *Ueber die Zerklüftungsvorgänge in anomalen Lianenstämmen* (Jahrb wiss. Bot., Leipzig, t. 27, 1895, p. 581-612, pl. XX-XXI).

(3) O. Tchouproff : *Étude sur les causes qui déterminent le fractionnement du bois axial chez* Mendoncia Schomburgkiana *Nees et sur l'origine et le développement des tissus cicatrisants* (Genève, Bul. Boissier, t. 5, 1897, p. 326-365, 22 fig.).

elles la précisent en l'appuyant sur quelques dessins de cette anomalie compliquée. Les conclusions de l'Auteur sont les suivantes : le parenchyme de dilatation ne se forme pas sur place, mais provient soit de la moelle, soit de la périphérie (fig. 3); les causes du fractionnement résident non-seulement dans la production des faisceaux médullaires, mais encore dans la poussée intense que le tissu vivant exerce de chaque côté de l'anneau ligneux; le tissu qui remplit les fentes de rupture peut être considéré comme un véritable cal.

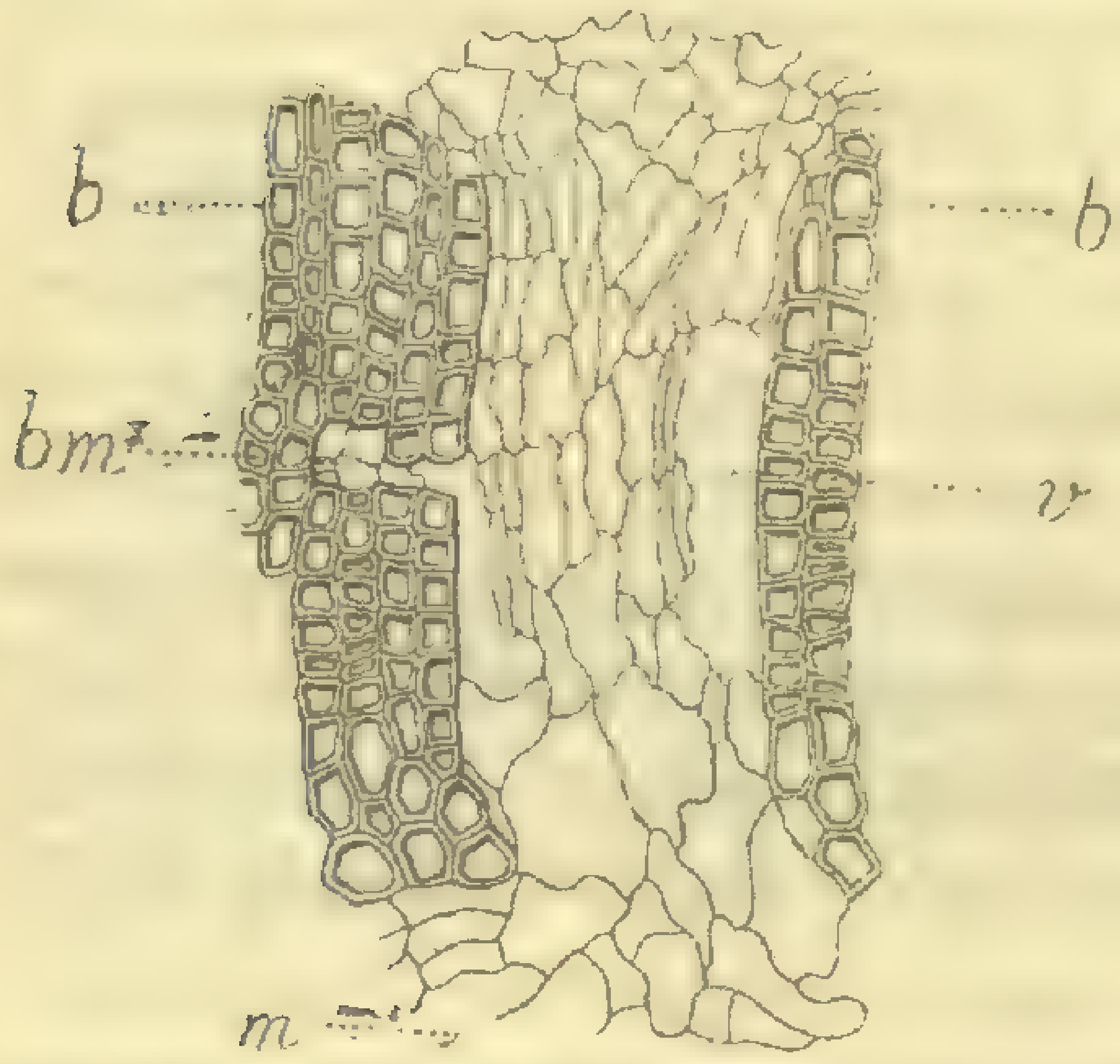


Fig. 3. — Tissu de cicatrisation formé dans une rupture du bois interfasciculaire de la tige de *Mendoncia* : *b*, bois ; *bm*, bois mou ; *m*, moelle ; *v*, lacune (d'ap. Tchouproff).

Lunure du bois. — La Lunure (double aubier ou encore faux aubier) est un défaut du bois de Chêne qui se décèle, sur une section transversale, par la présence d'un anneau peu coloré entourant comme d'une auréole la partie centrale du cœur. De ses recherches sur la cause de cette modification du bois, M. Henry (1) a conclu que la Lunure est le plus souvent produite par des froids excessifs qui tuent tout l'aubier, lequel ne peut plus se transformer en duramen.

M. Mer, (2) après de longues études, est arrivé à des résultats un peu différents. Pour lui, la constitution du bois luné est intermédiaire entre celle de l'aubier et celle du bois parfait. Le bois n'est pas tué du coup et ce n'est qu'au bout d'un certain temps, pendant lequel la duraminisation se produit, que le tissu commence à dépérir ; le dépérissement se fait avec lenteur, le tanin s'oxyde et engendre une teinte rousse qui fait désigner l'altération sous le nom de *Lunure rousse* ; cette coloration est le caractère le plus sûr permettant de décider si le bois luné est mort.

En dehors des hivers historiques, les hivers simplement rigoureux peuvent produire des lunures limitées à quelques couches qui déterminent dans le bois des Chênes des anneaux pâles ; les caractères microscopiques de ces anneaux sont les mêmes que ceux des lunures : présence d'amidon plus ou moins abondant, faible teneur en tanin.

Les conséquences de la présence des lunures au point de vue physiologique sont nombreuses : la transformation du bois en duramen est un acte essentiellement vital ; l'étroitesse des couches d'accroissement contiguës extérieurement à l'anneau luné montre que ce tissu fournit au bois en formation une portion de sa nourriture ; enfin, le froid peut exercer sur les tissus à l'état d'hibernation une action telle que leur activité physiologique est ralentie.

---

(1) E. Henry : Nancy, Bul. soc. sci., 1897, p. 70.

(2) É. Mer : *La Lunure du Chêne* (Nancy, Bul. soc. sci., 1897, p. 176).

C. Fasciation.

Fasciation ordinaire. — M. **Géneau de Lamarlière** (1) a observé un pied de *Leucanthemum vulgare* présentant une curieuse tige fasciée, longue de vingt centimètres, portant au-dessous du capitule un rameau simple, non fascié, long de vingt centimètres également, peu feuillé et terminé par un capitule normal. Un autre cas plus intéressant encore a été offert au même Auteur par une touffe de *Fritillaria imperialis* dont deux tiges, nettement fasciées et formées chacune par la concrescence de trois axes, portaient 21 et 14 fleurs. La teinte noirâtre que l'on rencontre normalement sous le verticille des fleurs descendait beaucoup plus loin sur les faces semi-cylindriques des tiges que sur les faces planes et ces dernières présentaient, par contre, des feuilles plus nombreuses disposées en bouquets. La fasciation observée pendant les années 1896 et 1897 disparut subitement l'année suivante pour reparaître en 1899.

M. **Cardonna** (2) a indiqué la fasciation de la même plante.

M. **Malinvaud** (3) a vu un pied d'*Euphorbia exigua* fascié dont la taille atteignait 50 centimètres de hauteur.

Les cas de fasciation signalés par les différents Auteurs sont tellement nombreux que nous nous contenterons d'énumérer ici rapidement les principaux mémoires. Fasciation de la tige de l'*Asparagus officinalis* : M. **Richter** (Münster, Jahresber. Prov. Ver. Wiss., 1896, p. 108), M. **Landois** (Id, 1897, p. 137), M. **Nichols** (Sci. Gossip, London, (2) t. 2, 1895, p. 136), M. **Gibbings** (Id, (2) t. 3, 1896, p. 82) ; tige de *Lilium* : M. **Pfuhl** (Zs. Bot. Abth. natur. Ver., Posen, t. 4, p. 21) ; tige de *Ranunculus bulbosus* : M. **Böttcher** (Königsberg, Schr. physik. Ges., t. 38, 1897, p. 72) ; tige de *Primula* : M. **Ward** (Sci. Gossip, London, (2) t. 2, 1895, p. 99, 1 fig.) ; tige de *Sambucus nigra* : M. **Blanc** (Lyon, Ann. soc. bot., t. 23, 1898, C.-R., p. 5) ; tige de *Rosa* : M. **Lucet** (Rouen, Bul. soc. centr. horticult., 1897, 13 p., 2 fig.) ; tige de *Salix* : M. **Letacq** (Monde Pl., t. 7, 1897, p. 107), M. **Schmidt** (Danzig, Sch. natf. Ges., (2) t. 9, 1896, p. 168); tiges de *Saxifraga virginiensis* et *Solidago mucronata* : M. **Bailey** (New-York, N. Y., Bull. Torrey Bot. Cl., t. 24, 1897, p. 453-454); tige de *Pinus silvestris* : M. **Tubeuf** (Forstl. naturw, Zs., t. 6, 1897, p. 474, 1 pl.); tige de *Cynara*

---

(1) L. Géneau de Lamarlière : *Sur quelques cas tératologiques observés aux environs de Reims* (Reims, Bul. soc. sci. nat., t. 8, 1899, 16 p., 3 fig.).

(2) Cardonna : Lyon, Ann. soc. bot., t. 23, 1898, C. R., p. 29

(3) E. Malinvaud : Paris, Bul. soc. bot., t. 45, 1898, p. 388.

Cardunculus, *Echium violaceum* : M. **Gallardo** (Buenos-Aires, Anales Museo Nac., t. 6. 1898, p. 37-45, 3 pl.); tige de *Beta vulgaris* : M **Diedicke** (Weimar, Mitt. bot. Ver., 1896, p. 8); tige de *Cucurbita Pepo* : M. **Mezzana** (Firenze, Boll. Soc. bot. ital., 1899, p 268-273); tige d'*Acer Pseudoplatanus* : M. **Jacobasch** (Allg. bot. Zs., Karlsruhe, 1895, 9 p.); tige de *Hymenocallis senegambica* et *Celastrus paniculatus* : M. **Costerus** (Buitenzorg. Ann. Jard. bot., t. 13, 1895, p. 97-120, pl. XII-XIII); tige d'*Acacia linifolia* : M. **Thomas** (Weimar, Mitt. bot. Ver., 1899, p. 113).

Fasciation en anneau. — A côté des nombreux cas de fasciation linéaire énumérés plus haut, on peut placer les intéressantes anomalies où l'extrémité de l'axe s'étale en une crête annulaire (Ringfasciation). Les exemples en sont rares et l'on ne pouvait guère citer jusqu'à présent que celui du *Peperomia maculosa* signalé par M. de Vries. M. **Nestler** (1) a retrouvé la même déformation sur des exemplaires de *Veronica longifolia*. Leur structure anatomique montre deux cercles concentriques de faisceaux libéroligneux ; les faisceaux du cercle externe sont normalement orientés (bois situé vers le centre), tandis que ceux du cercle interne ont une disposition inverse.

Fasciation et torsion en spirale. — La fasciation spiroïde de la tige de *Valeriana officinalis* a été observée, mais assez rarement, comme le rappelle M. **Bonnet** (2). Un autre exemple a été signalé par M. **Mottareale** (3) sur le *Linum strictum*. M. **von Keissler** (4) a trouvé une curieuse torsion de la tige du *Lonicera caucasica* dans le jardin botanique de Vienne et M. **Viviand-Morel** (5) une torsion en spirale très accentuée de la tige de l'*Hypericum tetrapterum*.

Enfin, M. **Dingler** (6) a décrit et figuré sur une tige de Bambou deux anomalies remarquables consistant en un arrêt de croissance dans la longueur des entre-nœuds combiné à une torsion spirale de la tige.

Soudures de tiges. — M. **Petersen** (7) signale une soudure partielle entre deux troncs de Hêtre de tailles différentes et dont l'ensemble affecte la forme de la lettre H ; l'un des troncs est complètement séparé du sol et continue à vivre. L'anatomie de la région soudée serait intéressante.

---

(1) A. Nestler : *Ueber Ringfasciation* (Wien, Sitz. Acad., t. 103, 1895, 16 p., 2 pl.).

(2) E. Bonnet : *Remarques sur quelques hybrides et sur quelques monstruosités* (J. bot., Paris, t. 11, 1897, p. 239-242, 243-252).

(3) G. Mottareale : *Su di un caso di fasciazione spirale nel* Linum strictum (Riv. patol. veg., Portici, t. 8, 1899, p. 225-226, 1 fig.).

(4) C. von Keissler : *Ueber eine Zweig-Fasciation bei* Lonicera caucasica *Pall.* (Wien. Verh. zool. bot. Ges., t. 49, 1899, p 244-245, 1 fig.).

(5) Viviand-Morel : *Sur un exemple de torsion de* l'Hypericum tetrapterum (Lyon, Ann. soc. bot., t. 20, 1895, p. 18-19).

(6) H. Dingler : *Ueber abnorme Ausbildungen des Grasstammes* (Berlin, Ber. D. bot. Ges., t. 14, 1896, p. 295-300 2 fig.). — *Die Vorgänge bei des sog. Braun'schen Zwangsdrehung* (Flora, Marburg, t. 84, 1897. p 249-342. pl. VII-IX).

(7) O. G. Petersen : *En Bog med fastvoxet hængende Gren* (Kjöbenhavn, Bot. Tids., t. 21, 1898, p. 329-333, 1 fig.).

D. — Tératologie expérimentale.

Durant la période de cinq années qui fait l'objet de cette Revue, de très intéressants mémoires concernant les phénomènes de régénération, de cicatrisation et de remplacement des organes ont été publiés ; nous les analyserons avec quelques détails.

Régénération et cicatrisation. — Des expérience de régénération, semblables à celles qu'il avait effectuées sur les racines, ont été entreprises par M. **Lopriore** (1) sur les tiges : en fendant longitudinalement le sommet de tiges d'*Helianthus annuus*, d'*Acer Pseudoplatanus* et de *Vitis vinifera*, sans détruire les deux moitiés du bourgon terminal, l'Auteur a obtenu la production de bourgeons latéraux abondants, puis de pousses de remplacement, à longs entre-nœuds, sur lesquelles les feuilles présentaient une divergence irrégulière, surtout à la base.

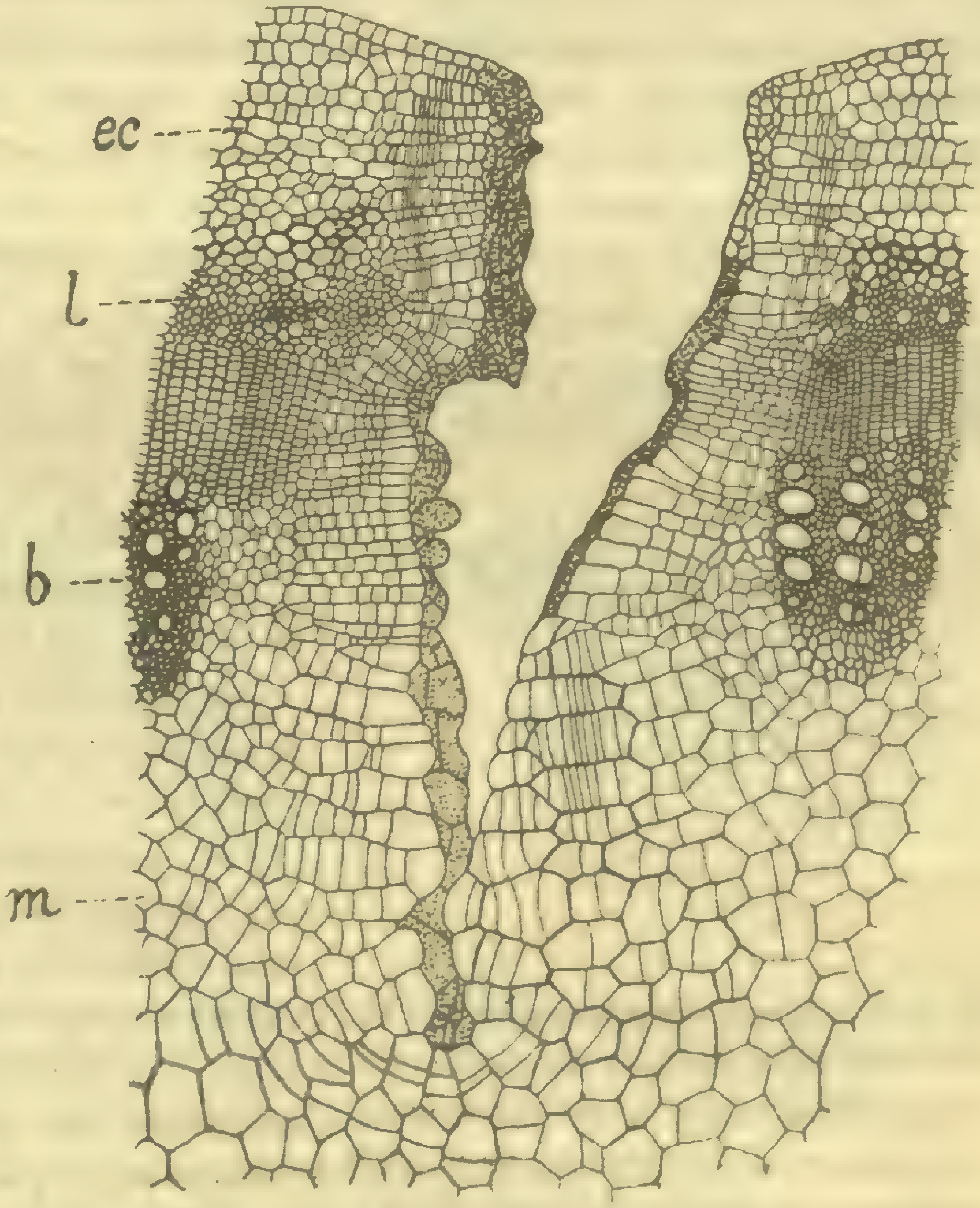


Fig. 4 — Coupe transversale d'une fêlure d'une tige de *Ricinus communis* qui a été comprimée latéralement le 6 septembre 1893 et récoltée le 18 du même mois; *ec*, écorce ; *l*, liber ; *b*, bois ; *m*, moelle (d'ap. Massart).

M. **Massart** (2), voulant déterminer d'une façon précise comment s'effectuent les phénomènes de régénération, a mis en évidence les réactions que présentent les tissus quand on les détruit en partie ou quand on fait agir sur eux les traumatismes les plus divers (brûlures, contusions, compressions, piqûres, etc.). Le processus de la cicatrisation dans les organes herbacés est à peu près partout le même :

---

(1) G. Lopriore : *Vorläufige Mittheilungen über die Regeneration gespaltener Stammspitzen* (Berlin, Ber. D. bot. Ges., t. 13, 1895, p. 410-414).

(2) J. Massart : *La cicatrisation chez les Végétaux* (Bruxelles, Mém. Acad. roy., t. 57, 1898, 68 p., 57 fig.).

1° Les cellules lésées succombent si la contusion a été assez forte ; les cellules plus internes, en contact avec elles, augmentent de taille et s'allongent vers la surface lésée ; les méats intercellulaires disparaissent ;

2° En même temps, les parois de ces cellules s'amincissent graduellement ;

3° Dans les cellules qui s'allongent, l'amidon disparaît, employé sans doute à la nutrition ; les chloroleucites évoluent de même ;

4° Lorsque les cellules ont atteint une certaine longueur, elles se segmentent alors par des cloisons perpendiculaires au grand axe de la cellule, c'est-à-dire parallèles à la surface lésée. Ce parallélisme des cloisons et de la surface de lésion, signalé depuis longtemps par Hofmeister, est surtout très net, comme le montre M. Massart, dans les blessures en forme de fente (fig. 4) ;

5° L'excitation traumatique se propage ensuite plus profondément dans les tissus ; lorsqu'elle est limitée à une seule assise cellulaire (*Cordyline*), le tissu qui prend naissance est formé de files bien régulières de cellules. Mais le plus souvent l'excitation se transmet de cellule à cellule jusqu'à une distance assez grande qui peut parfois atteindre la quinzième assise (comme dans la moelle de *Cucurbita ficifolia*).

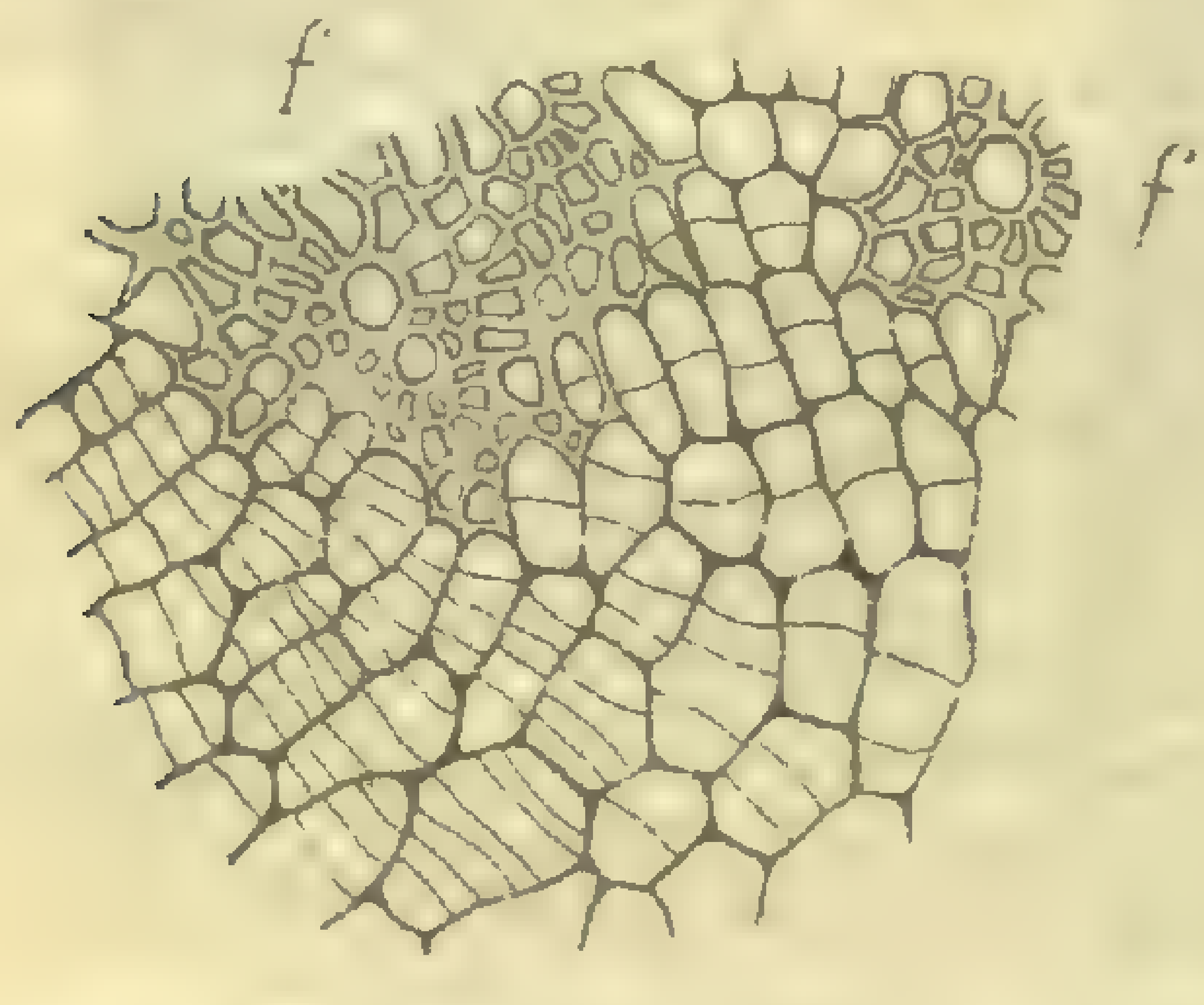


Fig. 5. — Coupe transversale de la portion périphérique de la moelle d'une jeune tige de *Ricinus communis* qui a été écrasée le 6 août 1893 et récoltée le 2 octobre 1893 : l'excitation traumatique partait d'en bas, à gauche. — *f*, extrémité interne de deux faisceaux (d'ap. Massart).

Le transfert de l'excitation depuis la surface lésée jusqu'aux couches profondes se fait lentement : les cellules superficielles sont beaucoup plus grandes que les cellules profondes influencées et elles possèdent un nombre plus considérable de cloisons (fig. 5) ; les cloisons nouvelles des cellules les plus internes perdent même leur parallélisme et il semble que l'excitation se propage d'une façon diffuse au sein des tissus modifiés.

En général, l'excitation se propage en ligne droite lorsque les cellules traversées sont de même nature ; les cellules mortes, les fibres, les vaisseaux ligneux, c'est-à-dire tous les éléments déjà fortement différenciés, ne sont pas influencés par elle, mais la dévient de sa direction première : la direction de cloisonnement subit une sorte de réfraction et les nouvelles cloisons qui apparaissent ne sont plus parallèles à la surface lésée.

Lorsque les tissus sont hétérogènes ou spongieux, la réaction devient complexe, les lacunes intercellulaires se comblent et la cavité des vaisseaux se remplit de thylles.

Au sujet du sort des cellules cicatricielles, M. Massart étudie l'influence des divers facteurs internes et externes sur l'état final du tissu cicatriciel et sur la subérisation des cellules qui le constituent. L'âge est le plus important des facteurs *internes* : la cicatrisation est tardive et insuffisante dans les cellules vieillies et ne permet plus, comme dans les éléments jeunes, la formation d'un nouvel épiderme aux dépens des cellules profondes. Parmi les causes *externes*, l'exposition à l'air est la seule qui exerce une action prépondérante sur le sort de la cicatrisation : les cellules superficielles soumises à la dessiccation se subérisent ; la transpiration se présente ainsi comme le principal agent phellagogue.

Enfin, M. Massart n'admet pas la distinction proposée en 1895 par M. **Frank** (1) entre le liège et le cal ; il pense de plus que la nature de l'excitation est d'ordre chimique.

D'autres observations relatives à la direction des cloisonnements ont été faites par M. **Kny** (2). Cet Auteur a voulu déterminer l'influence de la pression et de la traction sur la direction du cloisonnement cellulaire et l'orientation de la figure caryokinétique. Sous une cloche, l'Auteur étirait ou courbait, par des poids pouvant dépasser un kilogramme, de petites bandes, de trois à six millimètres d'épaisseur, découpées dans des tubercules de pomme de terre ; il a ainsi observé la production d'un grand nombre de cloisons nouvelles dans les cellules étirées parallèlement à la surface de la lanière : les cloisons se présentent normalement à la surface libre de la lanière ; elles sont donc encore perpendiculaires à la direction de l'excitation traumatique, comme dans les expériences de M. Massart.

Se bornant aux cellules péridermiques, M. **Tittmann** (3), dans un intéressant travail, a recherché comment elles prenaient naissance et dans quelles conditions elles pouvaient se régénérer. L'Auteur arrête la croissance en diamètre de rameaux très jeunes, c'est-à-dire ne possédant pas encore de liège, en les entourant d'un manchon de plâtre d'après la méthode du professeur Pfeffer et il constate l'apparition de suber ; l'expérience effectuée dans des conditions identiques avec des rameaux âgés de deux à quatre ans, et privés de leur liège, montre de même la formation d'une nouvelle assise subérophellodermique au-dessous des cellules mises à nu. Si les rameaux sont entourés d'une atmosphère très riche en vapeur d'eau, le périderme s'établit au milieu des cellules du parenchyme qui se sont fortement agrandies et ont constitué un cal.

---

(1) A. B. Frank : *Die Krankheiten der Pflanzen* (Breslau, t. 1, 2. Aufl., 1895, p. 59).

(2) L. Kny : *Ueber den Einfluss von Zug und Druck auf Richtung der Scheidewände in sich theilenden Pflanzenzellen* (Berlin, Ber. D. bot. Ges., t. 14, 1896, p. 378-391, 2 fig.).

(3) H. Tittmann : *Beobachtungen über Bildung und Regeneration des Periderms, des Epiderms, des Wachsüberzuges und der Cuticula einiger Gewächse* (Jahrb. wiss. Bot., Leipzig, t. 30, 1897, p. 116-154).

Quoique ayant varié ses expériences, M. Tittmann n'a jamais pu observer la régénération de l'épiderme. Quelques plantes, comme l'*Agave americana*, l'*Aloe* régénèrent leur cuticule plus facilement dans l'air sec que dans l'air humide. Un certain nombre d'espèces vivant dans les marécages (*Mentha aquatica*, *Polygonum Hydropiper*) épaississent leur cuticule quand on les fait vivre dans l'air, mais les plantes aquatiques submergées (*Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*), déplacées de leur milieu, ne peuvent épaissir leur cuticule et meurent dans l'air même saturé d'humidité.

M. Maule (1) dans un intéressant travail anatomique a complété les anciennes recherches de M. de Vries sur le bois de blessure ; il a pris la « polarité des cellules » comme base de ses recherches, à l'exemple de M. Vöchting dont il rappelle les mémoires antérieurs sur la formation et la transplantation des organes végétaux (1884 et 1892).

Remplacement. — Le phénomène de remplacement de la tige principale par une branche latérale est bien connu et dû à de nombreuses causes qui toutes ont pour effet de détruire l'extrémité de l'organe.

M. Griffon (2) a déterminé comment et dans quelle mesure les pousses de quelques arbres forestiers (Chêne, Hêtre, Charme, etc.), détruites par la gelée printanière du 12 mai 1897 (8° au-dessous de zéro), étaient remplacées par de nouveaux rameaux ; il a de plus comparé anatomiquement ces derniers aux rameaux normaux du printemps et aux pousses supplémentaires (pousses d'août) qui se produisent tous les ans en été. — Les pousses de remplacement se sont montrées beaucoup plus rares chez le Hêtre que dans les autres essences, mais dans tous les cas elles ont pris un développement de moindre importance que celui des pousses normales. Leurs tissus de soutien présentent un état d'infériorité marqué : le liège est composé d'un nombre plus faible d'assises, les cellules scléreuses corticales manquent, les fibres du liber secondaire ne se forment pas, les fibres péricycliques et ligneuses sont moins nombreuses et ont leurs parois moins épaissies ; enfin, le bois d'automne est peu représenté.

---

(1) C. Maule : *Der Faserverlauf im Wundholz. Eine anatomische Untersuchung* (Bibl. bot., Stuttgart, 1895, 32 p., 2 pl.).

(2) E. Griffon : *De l'influence de la gelée printanière de 1897 sur la végétation de quelques essences forestières* (Rev. gén. bot., Paris, t. 9, 1897, p. 417-426, fig. 76-80, pl. XXII).

Pour suivre de plus près les différentes phases du remplacement et surtout pour se rendre compte de l'âge exact des régions, M. Boirivant (1) a eu recours à l'expérimentation. Ses expériences ont porté sur le *Pinus silvestris*, l'*Abies balsamea*, le *Picea excelsa*, le *Phaseolus multiflorus*, etc. A des individus de même espèce et de même âge, cultivés dans des conditions aussi identiques que possible, l'Auteur sectionne l'extrémité de la tige principale ; il obtient ainsi des rameaux de remplacement. — Comparé à un rameau latéral normal de même âge, le rameau de remplacement montre des feuilles plus grandes, plus épaisses et un changement de direction, car il est devenu vertical. Sa structure interne est aussi très différente : le fonctionnement actif des cellules du méristème terminal et de l'assise génératrice libéroligneuse lui assure un allongement rapide et un diamètre supérieur pour le cylindre central ; tous ses éléments cellulaires sont plus grands, ses tissus de soutien plus abondants, les fibres péricycliques sont souvent fort nombreuses et le collenchyme est bien plus développé. — Comparé à une tige principale, le rameau de remplacement s'en rapproche beaucoup tant par sa structure que par son aspect extérieur ; il régénère dans une large mesure la portion détruite de cet organe.

M. Weisse (2) a de même supprimé une partie des rameaux axillaires et cherché quelles étaient les modifications phyllotaxiques produites dans les autres rameaux ainsi « forcés ». Ses nombreuses expériences, effectuées dans une pépinière sur de jeunes arbres de trois ou quatre ans (Noisetier, Orme, Tilleul, etc.), lui ont montré le passage de la disposition distique des feuilles à la disposition spiralée plus ou moins divergente. Les résultats ont été particulièrements nets avec le Noisetier et représentés par une série de diagrammes et de coupes transversales dans une grande planche qui accompagne le travail. Le Frêne et le Lilas ont fourni sur les rameaux forcés des verticilles de trois feuilles.

On sait qu'un certain nombre de plantes (*Sarothamnus scoparius*, *Asparagus officinalis*, etc.) présentent un système foliaire très réduit et par suite une tige de forme spéciale où des cannelures et des ailes contenant de la chlorophylle viennent contrebalancer le faible développement du tissu assimilateur.

M. Boirivant (3) a cherché à accentuer ce phénomène par la suppression des feuilles au fur et à mesure qu'elles apparaissaient sur des tiges de Fève, de Genêt, etc. Il a constaté une coloration verte beaucoup plus foncée des tiges due à la production d'un nombre supérieur de grains de chlorophylle dans les cellules assimilatrices qui, elles-mêmes, sont plus allongées dans le sens radial et souvent plus abondantes.

---

(1) A. Boirivant : *Recherches sur les organes de remplacement chez les plantes* (Ann. sci. nat., Bot., Paris, (8) t. 6, 1898, p. 309-400, 16 fig., pl. XVII-XXI).

(2) A. Weisse : *Ueber Veranderung der Blattstellung an aufstrebenden Axilarzweigen* (Berlin, Ber. D. bot. Ges., t. 17, 1899, p. 343-378, pl. XXVII).

(3) A. Boirivant : *Sur le tissu assimilateur des tiges privées de feuilles* (Paris, C.-R. Acad. sci., t. 125, 1897, p. 368-370).

L'assimilation chlorophyllienne et la transpiration deviennent, pour une même surface, beaucoup plus intenses que dans les organes normaux.

Pour étudier l'influence qu'une partie de la plante exerce sur la croissance des autres organes (corrélation de croissance), M. **Hering** (1) emploie une méthode toute différente de la méthode d'amputation. Avec un manchon de plâtre il conserve vivante et intacte la tige d'une plantule, mais il en arrête complètement la croissance : la racine ne se développe plus. La plante croît de nouveau avec vigueur quand la tige est mise en liberté.

Si on empêche à la fois l'accroissement en longueur et en épaisseur d'une partie de la jeune tige, l'allongement de la région restée libre se ralentit ; si on empêche seulement l'accroissement en longueur, la tige s'épaissit beaucoup.

Des résultats de même ordre furent obtenus par l'Auteur avec une racine entourée d'un anneau de plâtre sur une bonne partie de sa longueur.

VIII. — TÉRATOLOGIE DE LA FEUILLE.

Concrescences et bifurcations. — M. **Géneau de Lamarlière** (2) a eu l'occasion d'observer chez le Pois et la Fève, dans les premières feuilles qui suivent les cotylédons, des concrescences plus ou moins complètes pouvant intéresser non seulement les pétioles, mais aussi le limbe des feuilles. Ces concrescences se produisaient entre deux feuilles situées côte à côte sur le même nœud : il y avait donc eu, au préalable, une multiplication d'organes puisque les feuilles sont normalement isolées dans les espèces observées.

L'étude anatomique des feuilles anormales est venue confirmer les données de la morphologie externe. Le pétiole de la feuille normale possède trois faisceaux libéroligneux principaux, l'un médian, les deux autres latéraux et un peu plus petits. Dans le pétiole résultant de la concrescence des deux feuilles, il y a cinq gros faisceaux, le faisceau médian formé par la réunion des deux faisceaux latéraux voisins étant un peu plus petit que ses deux voisins qui correspondent aux faisceaux médians des deux feuilles concrescentes. Anatomiquement, la concrescence s'étend donc à deux des faisceaux latéraux, les autres restant intacts.

---

(1) F. Hering : *Ueber Wachsthums Correlationen in Folge mechanischer Hemmung der Wachsenns* (Jahrb. wiss. bot., Leipzig, t. 29, 1896, p. 132-170, 4 fig.).

(2) L. Géneau de Lamarlière : *Sur quelques cas anormaux observés chez le Pois, la Feve et le* « Peucedanum Oreoselinum » (Paris, C.-R. ass. franç. avanc. sci., 1895, 2^e partie, p. 595-598).

Quant à la cause des anomalies, M. Géneau pense qu'elle doit être rapportée à un excès de nourriture, car les graines avaient été mises à germer dans un terreau très riche et l'abondance des matières nutritives a pu entraîner la formation, au même niveau, de deux points végétatifs foliaires qui se sont séparés plus tard.

D'autres concrescences de feuilles sont signalées par M. **Paoletti** (1) sur un échantillion de *Theaphrasta Jussiæi*, conservé en herbier, et par M. **Daguillon** (2) sur l'*Evonymus europæus* et le *Fuchsia fulgens*. Dans ce dernier exemple, la feuille anormale, plus large que d'ordinaire, présente vers le milieu de la face supérieure une partie bombée creusée d'un sillon longitudinal. De chaque côté du sillon sont deux nervures rapprochées au sommet du limbe ainsi qu'à la base où elles se continuent avec le pétiole. Quelques coupes transversales pratiquées au travers du pétiole et dans la tige, au-dessous du point d'insertion de la feuille, permettent à l'Auteur de conclure que l'anomalie est la conséquence d'une soudure incomplète de deux feuilles résultant du dédoublement de l'une des feuilles du verticille normal.

M. **Abbado** (3) a trouvé dans le jardin botanique de Pise des feuilles de Buis dont la nervure médiane était bifurquée et dont le limbe était partagé irrégulièrement.

Environ dix cas anormaux ont été signalés par M. **Massari** (4) sur les feuilles de *Cocculus laurifolius*. Plusieurs exemples de concrescence sont décrits par M. **Jacobasch** (5) sur *Calla æthiopica*, par M. **Keller** (6) sur de jeunes pousses d'*Evonymus japonica*.

Les feuilles bilobées de l'Orme ont donné lieu en 1899 à de nombreuses observations. M. **Marty** (7) en a recueilli une série complète contenant tous les intermédiaires ; il compare cette anomalie à la forme normalement bilobée des feuilles de *Bœhmeria* et en attribue la cause à des phénomènes d'atavisme, à un reliquat phylogénétique. Tel n'est pas l'avis de M. Gabelli (1) qui y voit plutôt un cas de néoformation, ni celui de M. Rabaud (2) ; il faut bien se garder, dit ce dernier Auteur, de considérer comme forme ancestrale une malformation donnée quand il n'existe en faveur de cette manière de voir aucune indication, même hypothétique. M. Breuil (3) décrit de son côté une branche d'Orme dont toutes les feuilles sont bilobées et d'autres cas identiques se rapportant principalement au Trèfle et au Lierre ; il insiste surtout sur ce fait que les conditions favorables à l'hypertrophie ne le sont pas toujours au dédoublement, comme l'admet M. Delpino dans sa théorie de la phyllotaxie.

---

(1) G. Paoletti : *Note di teratologia vegetale* (Padova, Bull. soc. ven.-trent., t. 6, 1896, p. 18-19).

(2) A. Daguillon : *De quelques anomalies foliaires* (Naturaliste, Paris, 1895, p. 53-55, 4 fig.).

(3) M. Abbado : *Divisione della nervatura e della lamina in alcune foglie di* Buxus sempervirens (Firenze, Boll. Soc. bot. ital., 1895, p. 179-181).

(4) M. Massari : *Alcune foglie mostruose nel* Cocculus laurifolius *DC.* (Firenze, Boll. Soc. bot. ital., 1895, p. 150-154).

(5) E. Jacobasch : *Teratologische Mittheilungen* (Weimar, Mitt. bot. Ver., 1899, p. 3-3).

(6) J. A. Keller : *Notes on Plant Monstrosities* (Philadelphia, Pa., Proc. Acad. Nat. Sci., 1897, p. 284-287, pl. V).

(7) P. Marty *Feuilles d'ormeaux bilobées* (Feuille jeunes natural., Paris, t. 29, 1899, p. 54-55, 7 fig.). — *Tératologie végétale (Réponse à M. Gabelli)* (Id., p. 125).

M. Kelsey (4) a signalé des feuilles d'*Ulmus americana* dont le pétiole bifurqué suivant un angle de 50° environ porte deux portions de limbe et un *Acer glabrum* qui présente souvent des feuilles profondément digitées ou munies de trois folioles. M. Daguillon (5) a aussi observé sur les feuilles du Lierre et du Bégonia toutes les transitions possibles entre la forme normale et celle qui comporte deux limbes séparés situés à l'extrémité d'un pétiole commun ; l'anomalie consiste simplement, d'après l'Auteur, en une bifurcation du limbe car ni la disposition des feuilles sur la tige, ni celle des faisceaux libéroligneux du pétiole ne sont troublées.

---

(1) L. Gabelli : *Feuilles dédoublées* (Feuille jeunes natural., Paris, t. 29, 1899, p. 134-137, 6 fig.). — *A propos de feuilles d'ormeaux bilobées* (Id, p. 90-91). — *Sulla causa degli sdoppiamenti fogliaci* (Malpighia, Genova, t. 10, 1897, p. 67-71). — *Sopra un caso assai interessante di sinfisi fogliare* (Id, p. 198-204).

(2) E. Rabaud : *Tératologie végétale* (Feuille jeunes natural., Paris, t. 29, 1899, p. 142-143).

(3) H. Breuil : *A propos de feuilles d'ormeaux bilobées* (Feuille jeunes natural., Paris, t. 29, 1899, p. 91, 1 fig.). — *Diverses observations sur le dédoublement des feuilles et quelques autres anomalies* (Id, p. 137-142, 6 fig.).

(4) F. D. Kelsey : *Some field notes* (Bot. Gaz., Chicago, Ill., Univ. Chic., t. 20, 1895, p. 117-118).

(5) A. Daguillon : *De quelques anomalies foliaires* (Naturaliste, Paris, 1895, p. 53-55, 4 fig.).

(*A suivre*). C. Houard.

450 — Lille, imp. Le Bigot Frères. Le Gérant, Th. Clerquin.

RÉCENTES PUBLICATIONS BOTANIQUES

Hermann R. von Guttenberg : *Beiträge zur Physiologischen Anatomie der Pilzgallen.* Leipzig, Engelmann, 1905.

M. Treub : *Nouvelles recherches sur le rôle de l'acide cyanhydrique dans les plantes vertes.* Leide, Brill, 1905.

H. Bruchmann : *Ueber das Prothallium und die Keimpflanze von Ophioglossum vulgatum* L. Leipzig, 1904.

Thiselton-Dyer : *Index Kewensis plantarum phanerogamarum. Supplementum secundum : Albama-Leucocoryne.* Oxford, 1904.

Th. Valeton : *Ueber neue und unvollständig bekannte Zingiberaceae aus West-Java und Buitenzorg.* Buitenzorg, 1904.

Léon Dufour : *Observations pratiques sur la récolte des Champignons dans les colonies* (Agriculture pratique des pays chauds, 1904).

Ant. Magnin : *L'édaphisme chimique. Rapports du sol et de la plante.* Besançon, 1904.

Ch. Flahault : *Rapport au sujet des jardins botaniques de l'Aigoual.* Montpellier, 1904.

C. Brunotte : *Le jardin d'essai de la Section Vosgienne du C. A. F. à Monthabey* (Géradmer-Saison, n° de Noël, 1904).

F. Clements : *Formation and Succession Herbaria* (University Studies, 1904).

F. Boergesen : *Om Færoernes Algevegetation, I, II.* Lund, 1904-1905.

C. Raunkiær : *Comment les plantes géophytes à rhizomes apprécient la profondeur où se trouvent placés leurs rhizomes* (Acad. roy. des Sciences et des Lettres de Danemark, 1904).

V. Ducomet : *Un coin des Landes. Étude de géographie botanique* (Acad. de Géogr. bot., 1904).

Sv. Murbeek : *Parthenogenese bei den Gattungen Taraxacum und Hieracium.* Lund, 1904.

D.-A. Swingle : *Formation of the Spores in the Sporangia of Rhizopus nigricans and of Phycomyces nitens.* Washington, 1903.

E.-F. Smith : *The Effect of Black Rot on Turnips.* Washington, 1903.

— *and* D. A. Swingle : *The dry rot of potatoes due to Fusarium oxysporum.* Washington, 1904.

J. Aymard : *Les anesthésiques et le forçage des plantes.* Montpellier, 1904.

F.-E. Weiss : *A Mycorhiza from the Lower Coal-Measures* (Annals of Botany, 1904).

— *A probable Parasite of Stigmarian Rootlets* (The New Phytologist, 1904).

M.-A. Chrysler : *The development of the central Cylinder of Araceae and Liliaceae* (Botanical Gazette, 1904).

Charles B. Barnes : *The Theory on Respiration* (Ibid., 1905).

H. Whitford : *The Forest of the Flathead Valley, montana* (Ibid.).

T. Holm : *Studies in the Gramineae. Munroa squarrosa* (Ibid.).

C.-J. Chamberlain : *Alternation of generations in Animals from a botanical standpoint* (Ibid.).

L. Montemartini : *Note di Fisiopatologia vegetale.* Pavie, 1904.

Paul Jaccard : *Les mycorhyzes et leur rôle dans la nutrition des essences forestières.* Berne, 1904.

A. Bruno : *L'amélioration de la betterave à sucre au début du XX^e^ siècle.* Nancy, 1904.

E. Zacharias : *Uber die Cyanophyceen.* Hambourg, 1904.

L. Dieulafé : *Les parfums des fleurs.* Clermont-Ferrand, 1904.

Paul Sorauer : *Beitrag zur anatomischen Analyse rauchbeschadigter Pflanzen.* Berlin, 1904.

E. Salmon : *Further Cultural Experiments with « Biologic Formes » on the Erysiphaceae* .(Annals of Botany, 1905).

G. O. Squier : *On the absorption of electromagnetic waves by living vegetable organisms.* San-Francisco, 1904.

Dr Sijpkens : *Die Kerntheilung bei Fritillaria imperialis* (Recueil des travaux bot. Neerl., 1904).

Dr A. Y. Grevillius : *Zur Kenntnis der Biologie des Goldafters (Euproctis chrysorrhoea) und der durch denselben verursachten Beschädigungen.* Leipzig, 1905.

E. C. Teodoresco : *Organisation et développement du Dunaliella, nouveau genre de Volcacée-Polyblépharidée.* Leipzig, 1905.

J. Wolfe : *Cytological Studies ou Nemalion.* (Annals of Botany, 1904).

Dr G. Pollacci : *Nuovo apparecchio per l'Analisi dei gaz emessi dalle piante.* Pavie, 1904.
— *Azione della luce solare sulla emissione di idrogeno dalle piante.* Pavie, 1904.

T. Solacolu : *Studiu asupra structurei fructelor parthenocarpice.* Bucarest, 1904.

A. Jurie : *Sur la couleur et le goût des raisins de vignes greffées.* Bordeaux, 1904.
— *Variazione specifica.* Rome, 1905.

L. Blaringhem : *Sur une monstruosité du Zea Mays tunicata provoquée par un traumatisme.* Paris, 1904.
— *Hérédité d'anomalies florales présentées par le Zea Mays tunicata.* Paris, 1904.

T. Krasnosselsky : *Atmung und Gärung der Schimmelpize in Rollkulturen.* Iéna, 1904.

Marie Leschtsh : *Gärung und Atmung verschiedener Hefearten in Rollkulturen.* Iéna, 1904.

E. W. Oliver and A. G. Tansley : *Methods of surveying vegetation on a large scale.* (The New Phytologist, 1904).

J. M. Janse : *An investigation on polarity and organ-formation with Caulerpa prolifera.* Amsterdam, 1904.

Oakes Ames : *A contribution to our knowledge of the Orchid flora of Southern Florida.* Cambridge, 1904.
— *Spiranthes neglecta. Spiranthes Grayi* (Rhodora, 1904).

P. Mazé : *Recherches sur le mode d'utilisation du carbone ternaire par les végétaux et les microbes.* (Ann. de l'Institut Pasteur, 1904).
— *Sur l'isolement de la zymase dans les tissus animaux et végétaux* (Ibid).
— et A. Perrier : *Sur le rôle des microbes dans la fermentation alcoolique que M. Stoklasa attribue à la zymase isolée des tissus végétaux ou animaux.* (Ibid.).
— — *Production d'acide citrique par les citromyces* (Ibid.).

G. Tischler : *Über das Vorkommen von Statolitchen bei wenig oder gar nicht geotropischen Wurzeln.* (Flora, 1905).

S. H. Vines : *The Proteases of Plants.* (Annals of Botany, 1905).

Paul Dop : *Recherches anatomiques sur la fleur du Tanghin du Ménabé (Madagascar).* Marseille, 1904.

R. Chodat et A. Bach : *Recherches sur les ferments oxydants.* Genève, 1904.

Hans Fitting : *Geotropische Untersuchungen.* Berlin, 1904.

K. Saito : *Eine neue Art der « Chinesischen Hefe ».* Iena, 1904.

A. Hinterberger und C. Reitmann : *Verschiedenes Wachstum des Bacillus pyocyaneus auf Nahragar je nach dessen Wassergehalt.* Iena, 1904.

Lille. — Imp. LE BIGOT frères.

REVUE GÉNÉRALE
DE
BOTANIQUE

DIRIGÉE PAR

M. Gaston BONNIER

MEMBRE DE L'INSTITUT,
PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA SORBONNE

TOME DIX-SEPTIÈME

Livraison du 15 Mai 1905

N° 197

Entered at the New-York Post Office
as Second Class matter.

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
1, RUE DANTE, 1
1905

LIVRAISON DU 15 MAI 1905

Pages

I. — SUR LE DÉVELOPPEMENT DU SPOROGONE DES MOUSSES (avec figures dans le texte), par **M. Leclerc du Sablon** 193

II. — CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES ET ANATOMIQUES DES DIPTÉROCÉCIDIES DES GENÉVRIERS (avec figures dans le texte), par **M. C. Houard**. 198

III. — ÉTUDES SUR LES MYCORHIZES ENDOTROPHES (avec planches et figures dans le texte), par **M. I. Gallaud** *(suite)* 223

Cette livraison renferme quarante-neuf figures dans le texte.

Pour le mode de publication et les conditions d'abonnement voir à la troisième page de la couverture.

SUR LE DÉVELOPPEMENT
DU
SPOROGONE DES MOUSSES

par M. **LECLERC DU SABLON**

Le développement du sporogone des Mousses a été étudié surtout par Kienitz-Gerloff (1). On sait d'après les recherches de cet auteur que la cellule terminale d'un jeune sporogone donne naissance, par un cloisonnement parallèle à ses faces planes, à quatre séries de segments qui se divisent à leur tour par des cloisons tangentielles et radiales. La première cloison tangentielle marque la séparation des deux régions que l'on distingue dans le sporogone adulte : la région externe correspondant à l'écorce et à l'épiderme d'une tige de Phanérogame et la région interne correspondant au cylindre central ; l'assise sporifère est située à la périphérie de la région interne et correspond par conséquent au péricycle. Plus tard, Vuillemin (2) a développé cette comparaison du sporogone des Mousses avec la tige des Phanérogames.

Je me suis proposé, dans cette note, de compléter sur quelques points les observations de Kienitz-Gerloff ; j'ai étudié en particulier la marche des cloisonnements à partir de la cellule terminale et la formation de la gaîne de tissu parenchymateux qui entoure les spores dans la capsule adulte. Les espèces qui m'ont paru les plus favorables à ce genre de recherches sont le *Funaria hygrometrica* et le *Bryum nutans*. La description qui suit se rapporte au *Funaria hygrometrica*. Les coupes ont été faites au microtome après inclusion dans la parafine, et colorées par l'hématoxyline.

(1) Kienitz-Gerloff : Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Laubmooskapsel und die Embryo-Enwickelung einiger Polypodiaceen. (Botanische Zeitung, 1878).

(2) Paul Vuillemin : Sur les homologies des Mousses, Nancy.

Pour voir clairement la marche des cloisonnements de la cellule terminale, il faut s'adresser à un sporogone très jeune, encore entouré par l'archégone ; plus tard en effet, on peut encore distinguer la cellule terminale, mais les nouvelles membranes tangentielles sont très rapprochées du sommet ; le premier segment au contact de la cellule terminale en présente déjà deux ou trois, souvent même plus, et il est difficile de distinguer l'ordre dans lequel elles ont été formées.

La première cloison tangentielle formée c_1 (fig. 1) sépare, on le sait, l'écorce du cylindre central. Examinons d'abord ce qui se passe dans l'écorce. Une seconde cloison c_2 séparera, vers l'intérieur, l'assise la plus interne e_1 de l'écorce, et vers l'extérieur une assise a_1 qui bientôt se divisera par une nouvelle cloison tangentielle c_3. Cette cloison c_3 séparera, vers l'intérieur la deuxième assise e_2 de l'écorce, et vers l'extérieur une assise a_2 qui se divisera bientôt par une nouvelle cloison tangentielle c_4 et ainsi de suite. La formation de l'écorce est donc centrifuge ; l'assise la plus interne, correspondant à l'endoderme, est la première différenciée et l'assise la plus externe, occupant la place de l'épiderme, est la dernière différenciée. Les cellules du cylindre central commencent à se cloisonner un peu plus loin du sommet, la première division tangentielle sépare vers l'extérieur l'assise sporifère *sp*, ce qui est conforme aux recherches de Kienitz-Gerloff. Bien que le cloisonnement du cylindre central soit moins régulier que celui de l'écorce, on peut dire que, au moins au commencement, il est centripète, l'assise sporifère qui est la plus extérieure, étant la première différenciée.

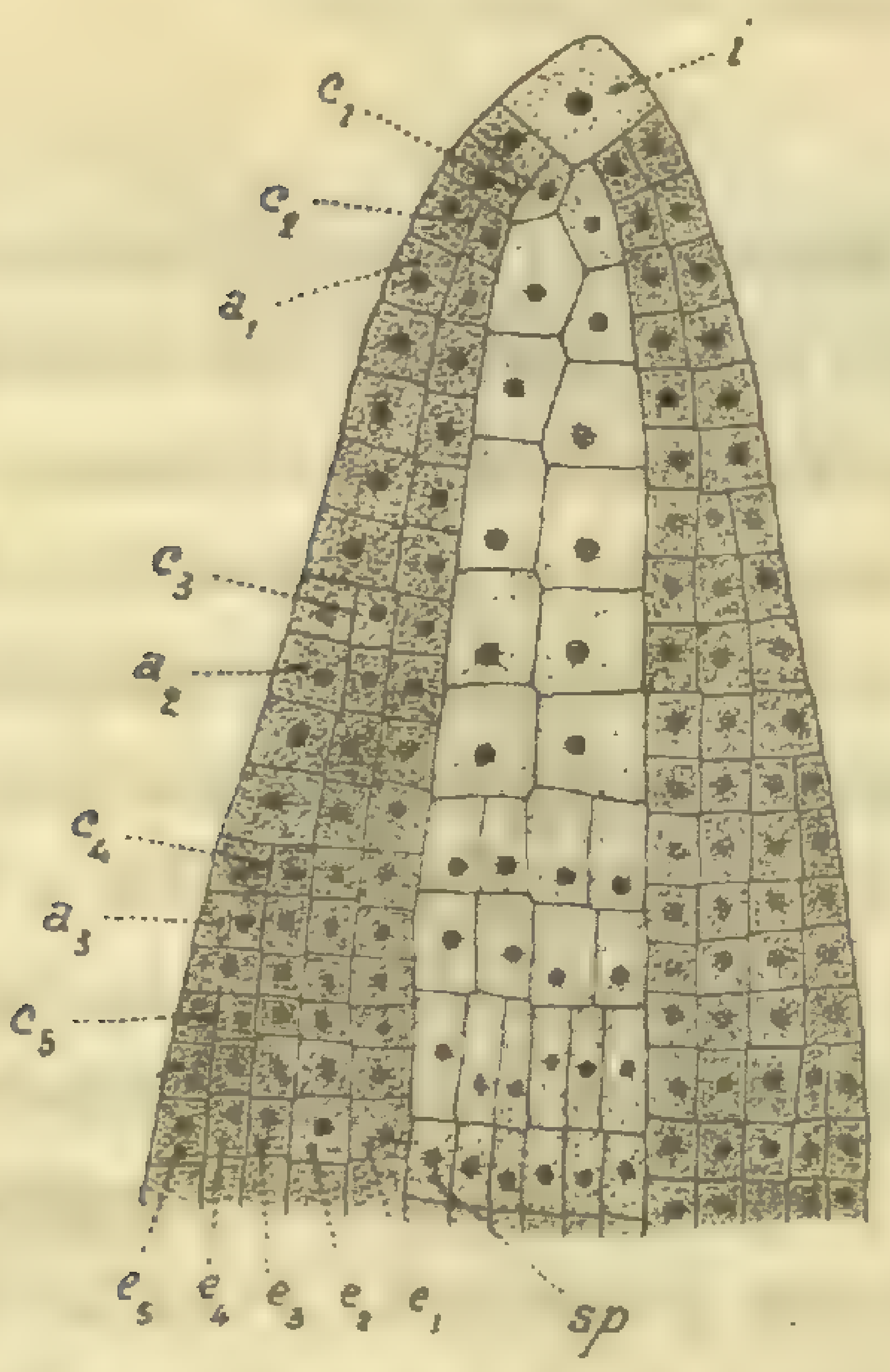


Fig. 1. — Coupe longitudinale dans le sommet d'un jeune sporogone de *Funaria* : *i*, cellule terminale ; c_1, c_2, c_3, c_4, c_5, 1re, 2e, 3e, 4e et 5e cloisons tangentielles de l'écorce ; e_1, e_2, e_3, e_4 e_5, assises de l'écorce ; a_1, a_2, a_3, cellules qui vont se diviser ; *sp*, assise sporifère (Gr. = 200).

Du mode de formation centrifuge de l'écorce, il résulte que l'assise la plus extérieure n'est pas entièrement comparable à l'épiderme des Phanérogames qui dès le commencement est distinct de l'écorce et ne se divise jamais par des cloisons tangentielles. L'assise la plus externe du sporogone n'est comparable à un épiderme que si on le considère à l'état adulte et indépendamment de son origine. Dans les deux cas, en effet, le rôle protecteur est le même, la membrane externe est recouverte d'une cuticule et, ce qui est plus important, certaines cellules forment des stomates qui font toujours défaut sur la tige feuillée des Mousses ; on sait d'ailleurs que, sur le sporogone, les stomates sont localisés à la partie inférieure de la capsule.

L'étude du développement, qui permet de distinguer l'assise externe du sporogone des Mousses d'avec l'épiderme des Phanérogames, nous amène au contraire à rapprocher cette même assise de l'assise extérieure de la tige des Fougères. Il suffit pour s'en rendre compte de se rapporter au travail de Van Tieghem et Douliot (1). Dans les deux cas, en effet, l'assise externe, jouant le rôle d'épiderme et tardivement différencié, ce n'est donc pas un véritable épiderme.

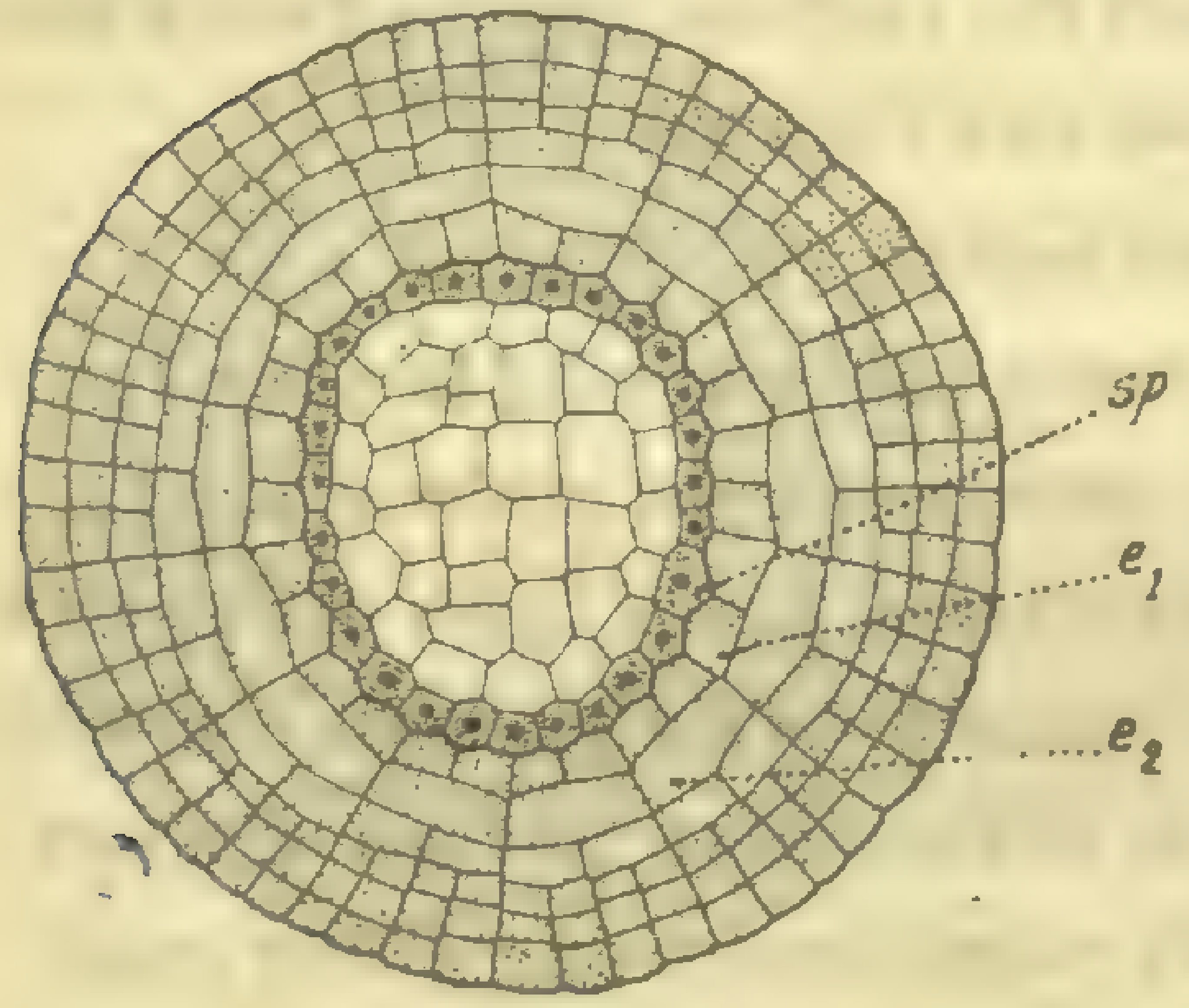


Fig. 2 (Gr. = 200).

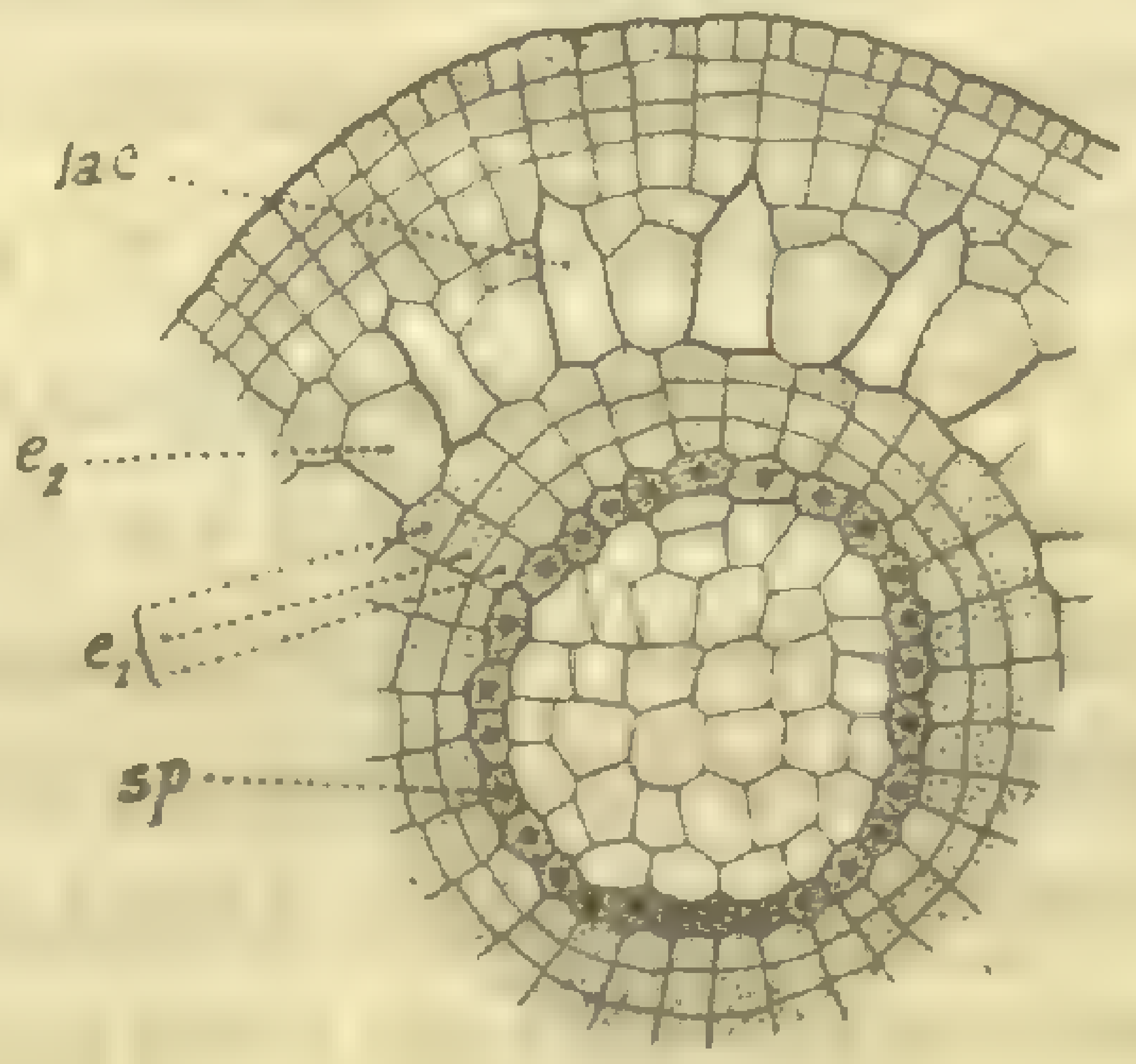


Fig. 3 (Gr. = 160).

Coupes transversales dans la région sporifère d'un jeune sporogone de *Funaria* : *sp*, assise sporifère ; l'assise la plus interne e_1 de l'écorce simple dans la figure 2 est divisée en 3 assises dans la figure 3 correspondant à un état plus âgée ; dans la figure 3 des lacunes *lac* se sont formées entre les cellules de l'avant-dernière assise corticale e_2.

Examinons maintenant une section transversale (fig. 2) faite dans un jeune sporogone à une petite distance du sommet, dans la région ou se formeront les spores. Le cylindre central est limité à l'extérieur par l'assise sporifère *sp* dont les cellules, assez petites, sont reconnaissables à leur protoplasma plus épais. Les cellules de l'écorce sont très régulièrement disposées par files radiales. Les cellules de l'assise la plus interne e_1 ont un protoplasma assez épais et alternent le plus souvent avec les cellules sporifères, c'est ce qu'on pourrait appeler l'endoderme du sporogone. Les cellules de la seconde assise e_2 ont subi un cloisonnement radial de moins que e_1, et par conséquent sont en nombre moitié moindre ; les cellules des assises plus extérieures sont de plus en plus nombreuses, mais toujours régulièrement disposées et, comme nous l'avons vu, d'autant plus jeunes qu'elles sont plus extérieures.

---

(1) Van Tieghem et Douliot. Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes (Annales des Sciences naturelles, Botanique, 1re série, tome 8, 1888).

Un peu plus tard (fig. 3), toutes les cellules de l'assise e_1 se divisent par une cloison tangentielle en deux assises dont la plus intérieure se divise bientôt en deux par une nouvelle cloison tangentielle. Ces deux cloisonnements apparaissent à des intervalles très rapprochés et j'ai rarement vu des préparations où un seul cloisonnement était effectué. L'endoderme se divise donc par un cloisonnement centripète en trois assises qui constituent une gaîne continue autour de l'assise sporifère ; ce sont ces trois assises qui constitueront plus tard les parois de ce qu'on appelle quelquefois le sac sporifère. En même temps, les cellules de l'assise e_2 s'allongent radialement, se séparent les unes des autres et donnent ainsi lieu à la zone lacunaire qui caractérise le sporogone adulte. Ces cellules e_2 correspondent au péristome, dans les parties supérieures du sporogone.

L'endoderme du sporogone conserve donc, dans la région sporifère, une certaine activité et se transforme en une sorte d'assise génératrice qui donne trois assises de tissu secondaire. L'endoderme du sporogone des Mousses est donc comparable à ce point de vue à l'endoderme de la tige des Fougères. Dans ce dernier cas, l'activité génératrice se traduit surtout par la formation des racines latérales ; mais il peut se faire aussi, comme l'ont montré Van Tieghem et Douliot pour les stolons du *Nephrolepis*, que l'endoderme une fois différencié se divise en deux ou trois assises, comme dans le sporogone des Mousses.

Dans le *Bryum nutans*, les choses se passent comme dans le *Funaria* : le cloisonnement de l'écorce est régulièrement centrifuge et l'endoderme se divise en trois assises tout autour de l'assise sporifère.

Ces quelques observations nous fournissent de nouvelles raisons de comparer le sporogone des Mousses à la tige des Fougères. Dans les deux cas, l'assise la plus externe est tardivement différenciée et ne peut être assimilée, au point de vue de son origine, à un véritable épiderme ; de plus, l'assise la plus interne ou endoderme conserve un certain pouvoir générateur qui, dans le sporogone de Mousses, se traduit par la formation de trois assises autour des cellules sporifères.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES ET ANATOMIQUES

DES

DIPTÉROCÉCIDIES DES GENÉVRIERS

par M. C. HOUARD

Les galles engendrées par des Diptères sur les Genévriers sont parmi les plus intéressantes tant par leur aspect extérieur qui rappelle celui de petits fruits ou de bourgeons que par les différents écrits qui les concernent.

Nombreux, en effet, sont les mémoires publiés sur ce sujet : Linné, Meigen, Winnertz, Bremi, Frauenfeld, Thomas, Rübsaamen, pour ne citer que les auteurs les plus connus, ont contribué à décrire les formes variées de ces cécidies que relatent en outre les Catalogues ou Synopsis de D. von Schlechtendal (1891-1895), Darboux et Houard (1901), Kieffer (1901). Et cependant, malgré l'abondance des documents et la multiplicité des recherches, les insectes qui produisent les cécidies des Genévriers ont été jusqu'à présent peu étudiés et imparfaitement décrits. Kieffer a désigné sous les noms d'*Oligotrophus Panteli* et d'*O. Sabinæ* deux diptères engendrant des galles sur le *Juniperus communis* et le *J. Sabina* ; la plupart des autres cécidies du Genévrier commun ont été rapportées d'une façon contestable à l'action de l'*Oligotrophus juniperinus* L.. Aussi est-il à souhaiter qu'un zoologiste entreprenne une étude d'ensemble des différentes espèces de Cécidomyidés dont les larves habitent les galles des Genévriers.

Au point de vue botanique l'étude de ces diptérocécidies est également peu avancée et, si l'on connaît bien les différentes espèces de Genévriers sur lesquelles on les trouve, par contre la structure anatomique des feuilles déformées et hypertrophiées n'a pour ainsi dire pas encore été examinée : seuls, de courts renseignements histologiques sont disséminés dans diverses publications de C. Massalongo. Et pourtant ces cécidies méritaient d'attirer l'attention par leurs formes si curieuses et leur habitat si varié, puisqu'on les rencontre sous les latitudes les plus diverses (de la Scandinavie au Sahara) et à des altitudes parfois très grandes (jusqu'à la limite supérieure de végétation des Genévriers).

C'est ce qui m'a engagé, il y a quelques années, à réunir plusieurs types de ces cécidies pour en faire une étude anatomique attentive. J'exposerai ici de façon succincte le résultat de ces recherches, en rappelant mes résultats antérieurs publiés en 1899 et en regrettant surtout de ne pouvoir étendre mes conclusions aux types exotiques.

Toutes les diptérocécidies des Genévriers sont terminales, c'est-à-dire formées par l'agglomération d'un certain nombre de verticilles foliaires à l'extrémité de jeunes rameaux dont les entre-nœuds sont restés très courts ; la petite larve de diptère qui éclôt au voisinage du point végétatif est le plus souvent enveloppée par les feuilles du verticille terminal, atrophiées et pressées les unes contre les autres, qui lui constituent une sorte de chambre larvaire. Ce type d'*acrocécidie* se rencontre sur les *Juniperus* les plus divers : en Europe, *J. communis* et sa variété *alpina*, *J. intermedia*, *J. macrocarpa*, *J. phœnicea* et sa variété *prostrata*, *J. Sabina* ; en Europe et en Afrique, *J. Oxycedrus* ; en Asie, *J. excelsa* et *J. fœtidissima* ; en Amérique, *J. californica*.

JUNIPERUS CALIFORNICA Carr.

Thomas (1) a décrit sur le Genévrier de Californie deux sortes de galles terminales, l'une de 13 millimètres de longueur et semblable à un petit cône de Mélèze, l'autre de taille comparable, mais rétrécie à l'extrémité. Ces cécidies paraissent dues à des larves de Cécidomyides ; elles sont sans doute différentes des galles signalées par Osten-Sacken (2) sur le même substratum.

---

(1) F. Thomas : *Alpine Mückengallen* (Wien, Verh. z. b. Ges., t. 42, 1892, p. 375.)

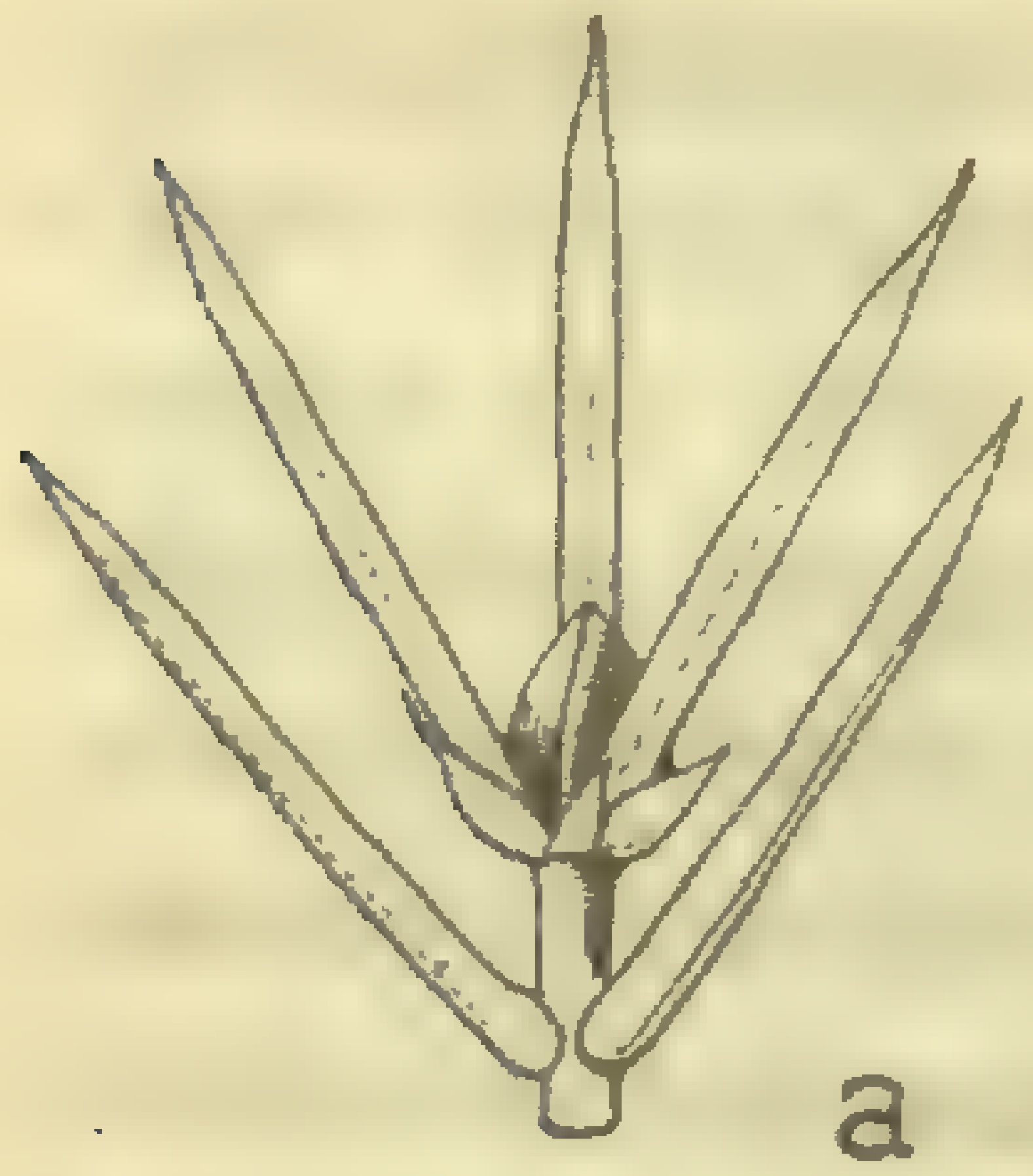
(2) Osten-Sacken : *Western Diptera : Descriptions of new genera and species of diptera from the region west of the Mississippi and especially from California* (Washington, D.C., U. S. Dept. Int. Bull. Geol. Surv., t. 3, 1877, p. 192).

JUNIPERUS COMMUNIS L.

Les cécidies de ce Genévrier sont nombreuses et très différentes comme forme. Pour plusieurs d'entre elles, le nombre même des verticilles qui les composent est variable et les descriptions données par les auteurs sont parfois difficiles à rapporter à tel ou tel type de galle.

I. Galles constituées par un seul verticille de feuilles.

En 1889, Rübsaamen (1) a décrit une petite cécidie constituée aux dépens du verticille terminal ; elle comprend seulement trois aiguilles élargies, mais très courtes (6 mill. environ de longueur), emprisonnant la larve (fig. 1-2). La galle est enveloppée par les feuilles du verticille suivant restées normales et par quelques écailles (2).



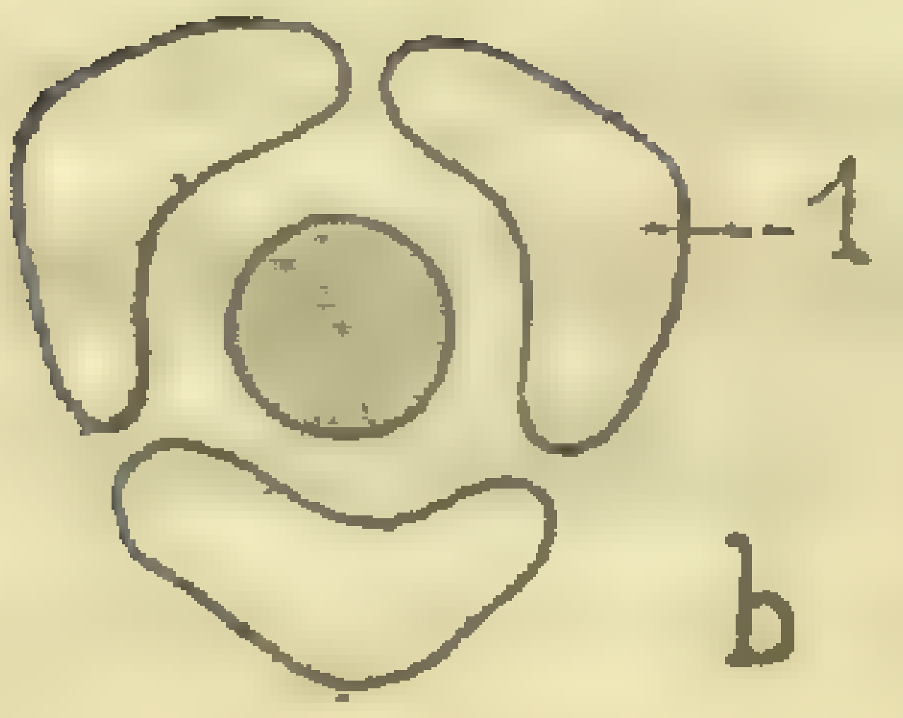


Fig. 1 (*a*). — Aspect de la cécide formée aux dépens du verticille terminal (d'ap. Rübs.).
Fig. 2 (*b*). — Diagramme de la galle.

La mouche qui produit cette déformation semble pour Rübsaamen être celle de l'*Oligotrophus juniperinus*, auteur de la cécidie en forme de bourgeon que nous décrirons plus loin et qui altère plusieurs verticilles de feuilles. La galle de Rübsaamen ne peut être considérée comme un stade jeune de cette dernière cécidie ; elle présente assez de ressemblance avec l'étui interne de feuilles qui enveloppe directement la larve dans la galle en bourgeon, mais le contact de l'air la colore cependant de façon intense en vert foncé.

Rübsaamen a figuré cette petite cécidie en une belle lithographie dans son article sur les galles du Siegerland paru en 1890 (pl. II, 10 *c*) ; un autre dessin a été donné par Kieffer (1) qui la rapporte à l'action d'un *Oligotrophus* sp.

---

(1) E. H. Rübsaamen : *Ueber Gallmücken und Gallen aus der Umgebung von Siegen* (Berliner ent. Zs., t. 33, 1889, p. 63) ; *Die Gallmücken des Königl. Museums für Naturkunde zu Berlin* (Id. t. 37, 1892, p. 376) ; *Die Gallmücken und Gallen des Siegerlandes* (Bonn, Verh. nathist. Ver., t. 47, 1890, p. 38, n° 75, pl. II, 10 c) ; Ent. Nachr., Berlin, 1894, t. 20. p. 277.

(2) Dans le but de préciser le nombre des feuilles normales qui composent les cécidies, nous avons imaginé d'en dessiner le *diagramme*, c'est-à-dire de projeter sur un plan, comme on le fait pour les fleurs, toutes les pièces foliaires déformées.

La cécidie peut facilement passer inaperçue en raison de sa taille et malgré toute mon attention je n'ai encore pu la rencontrer dans le bassin de Paris. Lagerheim (2) rapporte avoir trouvé en Suède une galle assez semblable, très abondante : les aiguilles mesurent 4 millimètres de longueur et enveloppent la larve ; elles présentent l'aspect des trois aiguilles internes des cécidies formées aux dépens de deux verticilles et elles sont entourées à la base par trois feuilles qui diffèrent des aiguilles normales par une taille légèrement moindre.

II. Galles constituées par deux verticilles de feuilles.

Il y en a de plusieurs formes selon que les aiguilles du verticille externe sont droites ou recourbées en dehors.

A. — La première cécidie que nous étudierons déforme les deux verticilles supérieurs de la jeune pousse qui reste très courte. Les aiguilles internes n'atteignent guère que 5 ou 6 millimètres de longueur (au lieu de 12 à 16) : elles sont blanchâtres à la surface et elles emprisonnent la petite larve orangée de l'*Oligotrophus Panteli* Kieff (3). Celles du verticille externe conservent la teinte verte des aiguilles saines : très renflées à la base et effilées à l'extrémité elles restent accolées étroitement les unes aux autres en un fuseau aigu ; leur taille ne dépasse pas 11 ou 12 millimètres (fig. 3).

Cette cécidie a été signalée par Bezzi (4), Cecconi (5) et Corti (6) en Italie, par Trotter (1) dans le Monténégro près de Cettigne et par Lemée (2) aux environs d'Alençon ; enfin, je l'ai moi-même trouvée très souvent dans le bassin de Paris et en Corse (3).

---

(1) J. Kieffer : *Monographie des Cécidomyides d'Europe et d'Algérie* (Paris, Ann. soc. ent., t. 69, 1900, pl. XXXV, 6).

(2) G. von Lagerheim : *Beiträge zur Kenntniss der Zoocecidien des Wachholders* [Juniperus communis *L.*] (Entomol. Tidskr., Stockholm, t. 20, 1899, p. 123).

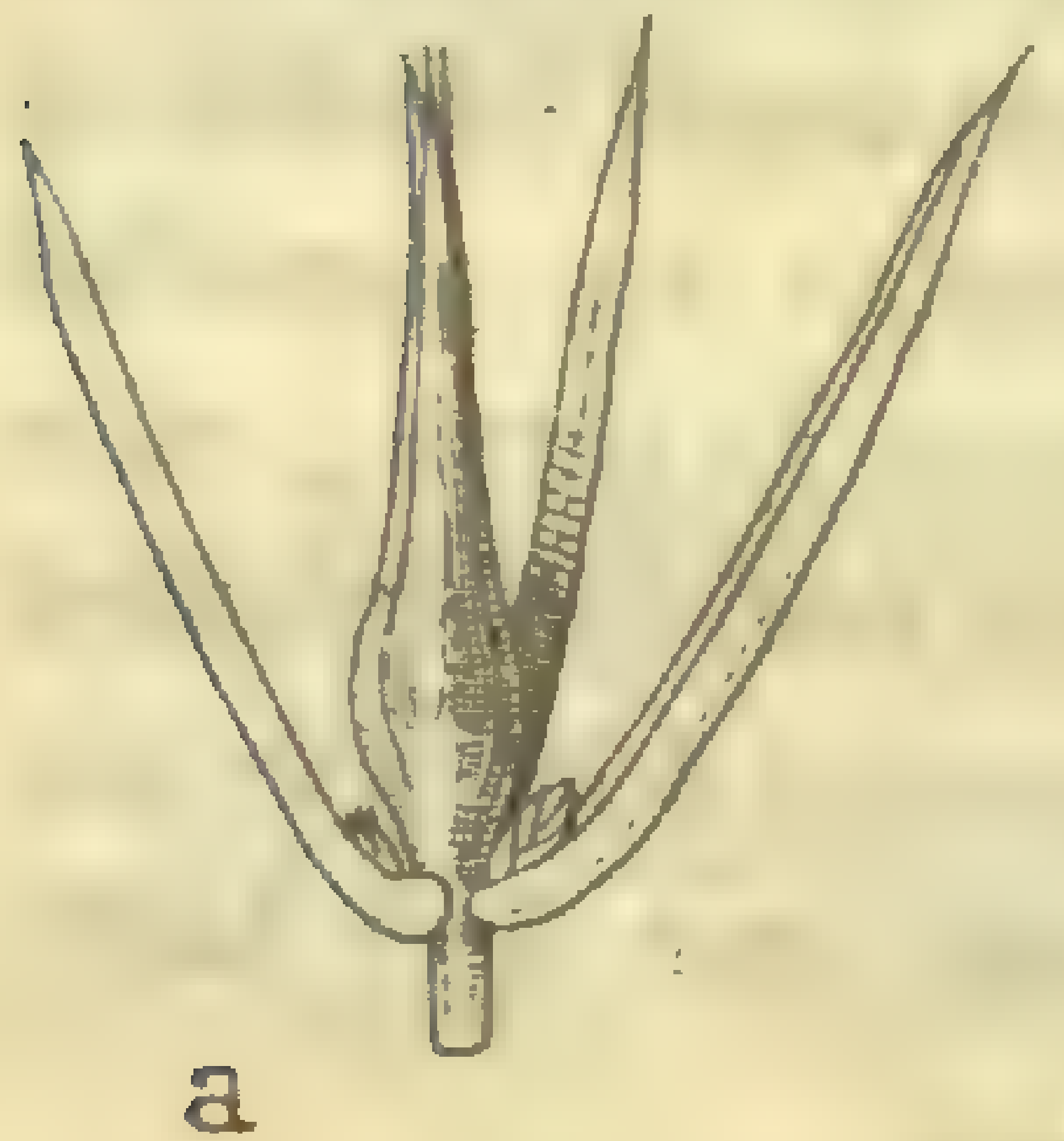
(3) J. Kieffer : *Zoocécidies d'Europe* (Miscell. Ent., Narbonne, t. 6, 1898, p. 18) ; *Synopse des Cécidomyies d'Europe et d'Algérie, décrites jusqu'à ce jour* (Metz, Bul. soc. sci. nat., (2) t. 8, 1898, p. 23) ; Paris, Ann. soc. ent., t. 69, 1900, pl XXXV, 5 (dessin de la galle). Voir aussi, C. Kertész : *Catalogus dipterorum*, t. 2, 1902, p. 75

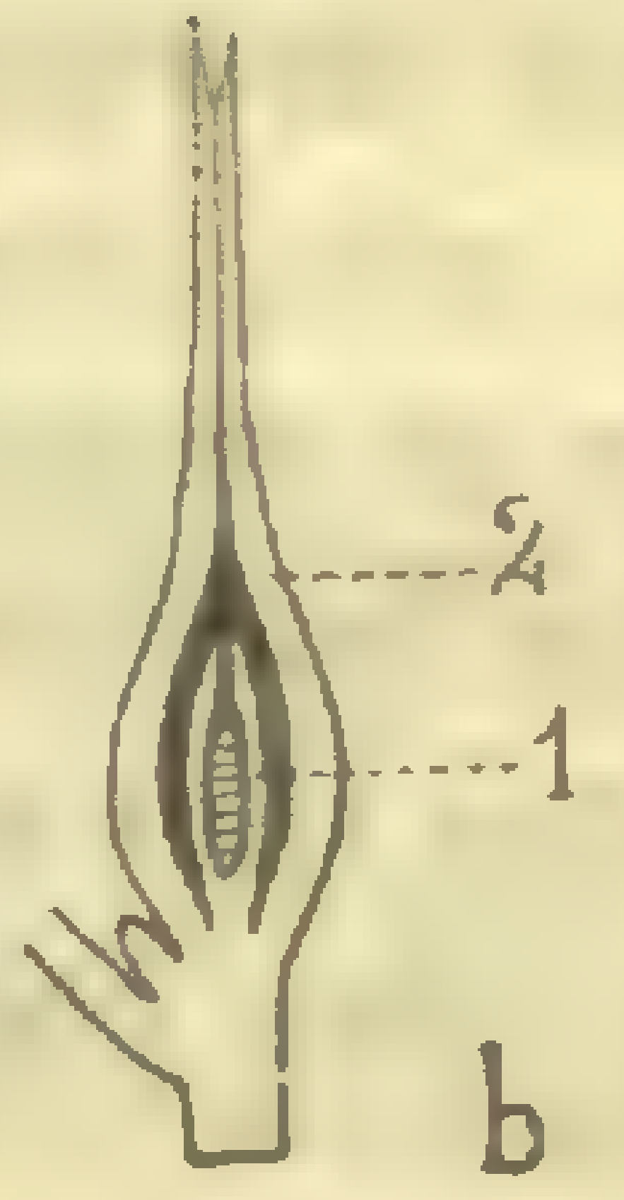
(4) M. Bezzi : *Primo contributo...* etc. (Rovereto, Atti Acc. sci. lett. ar., (3), t. 5, 1899, p. 22, n° 42).

(5) G. Cecconi : *Sesta contribuzione...* etc. (Malpighia, Genova, t. 16, 1902, p. 349-350, n° 15).

(6) A. Corti : *Primo contributo...* etc. (Milano, Atti Soc. ital. sci. nat., t. 40, 1901, p. 47, n° 32).

Dans son petit article sur les Zoocécidies du Genévrier, Lagerheim (4) en 1899 décrit une cécidie, paraissant en mai aux environs de Stockholm, qui rappelle beaucoup celle de l'*O. Panteli* : les trois aiguilles externes ont une base large, épaisse et se terminent par une pointe droite, effilée, dont la longueur dépasse un peu le tiers de la feuille normale ; la forme générale de la cécidie est celle d'une pyramide aiguë, non pédicellée, sans bractées à la base, entourée directement par un verticille d'aiguilles normales.





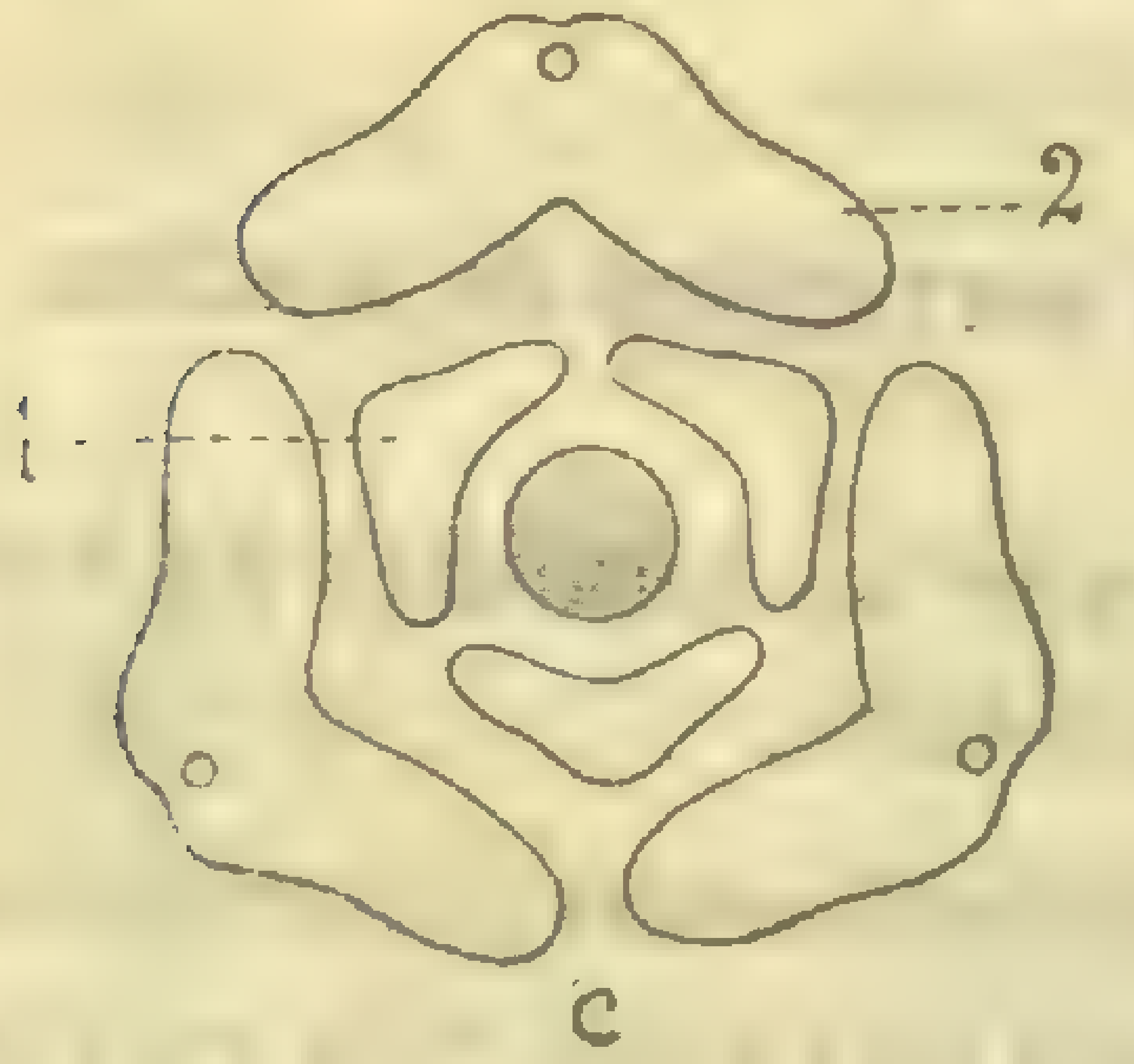


Fig. 3 (*a*). — Aspect de la cécidie de l'*O. Panteli* (d'ap. nat.).

Fig. 4 (*b*). — Coupe longitudinale de la même galle (d'ap. nat.).

Fig. 5 (*c*). — Diagramme de la cécidie.

Anatomie : La section transversale d'une feuille anormale appartenant au *verticille interne* de la cécidie montre une grande réduction dans toutes les dimensions du limbe. A la face supérieure, la forte concavité dans laquelle se loge la larve (1, fig. 5) est limitée par un épiderme formé de cellules irrégulières saillantes, à parois très sinueuses. L'épiderme et l'hypoderme de la face opposée sont lignifiés et fortement épaissis ; le canal sécréteur conserve des dimensions normales. C'est le faisceau de la nervure médiane qui est le plus réduit : il ne possède guère que dix à douze files de vaisseaux au lieu d'une vingtaine et ses ailes latérales de tissu aréolé sont complètement atrophiées. En somme, la présence de la larve du Diptère provoque un *arrêt* dans le développement de la plupart des tissus et dans leur différenciation, comme cela a lieu pour la majorité des cécidies au voisinage immédiat du parasite. elle provoque, de plus, une *lignification intense* des parois cellulaires, lignification qui va s'accentuant au fur et à mesure que la galle vieillit et qui peut envahir tout le limbe.

---

(1) A. Trotter : *Galle della Penisola balcanica ed Asia Minore* (Nuovo Giorn. bot. ital., Firenze, (2) t. 10, 1903, p. 28, n° 53).

(2) E. Lemée : *Les Ennemis des Plantes* (Alençon, Bul. soc. horticult., 1903, extr. p. 53, n° 303).

(3) C. Houard : *Simple liste de Zoocécidies recueillies en Corse* (Marcellia, Padova, t. 1, 1902, p. 93, n° 14).

(4) G. von Lagerheim : Entom. Tidskr., Stockholm, t. 20, 1899, p. 122.

Les feuilles qui composent le *second verticille* de la galle sont plus éloignées que les précédentes du parasite et elles peuvent réagir d'une façon intense à son action ; aussi s'élargissent-elles beaucoup (2, fig. 5) et augmentent-elles leur épaisseur (2,5 mill. au lieu de 1,8). Ce maximum d'hypertrophie se manifestant à une certaine distance du cécidozoaire, joint au fait signalé plus haut de l'arrêt dans la différenciation au contact même de la larve, se retrouve dans la plupart des cécidies, comme je l'ai montré dans mon travail de l'année dernière sur les Pleurocécidies caulinaires (1). Des faits analogues ont du reste été signalés pour les parasites végétaux.

L'accroissement en largeur du limbe est dû en grande partie à l'aplatissement du cylindre central et à l'abondance des cellules aréolées des ailes vasculaires (B_1, fig. 16). Signalons en passant que les fibres péricycliques situées à la face inférieure du faisceau libéro-ligneux sont moins nombreuses que dans la feuille normale, leurs parois étant minces et sinueuses.

Quand à l'accroissement en épaisseur des aiguilles externes de la galle il provient surtout du grand diamètre acquis par le canal sécréteur. Les dimensions anormales de celui-ci sont, en effet, en rapport avec l'active circulation de sève et la grande élaboration de matériaux nutritifs résultant de l'hyperplasie de l'appareil vasculaire, du parenchyme lacuneux, du tissu palissadique et du tissu stomatique.

Les cellules corticales situées à la face supérieure du limbe, au-dessous de la nervure médiane, sont spécialement sensibles à l'action parasitaire : elles s'allongent en direction radiale tout en restant en contact les unes avec les autres par de larges surfaces et elles se cloisonnent parfois transversalement.

---

(1) C. Houard : *Recherches anatomiques sur les Galles de Tiges : Pleurocécidies* (Thèse, Paris, 1903, 279 p., 394 fig.) ; voir par exemple les cécidies du *Brachypodium silvaticum*, p. 157, du *Tilia silvestris*, p. 197, du *Potentilla reptans*, p. 278, etc.

La sclérification ne se fait sentir que dans les feuilles anormales âgées ; elle débute par les cellules hypodermiques situées à l'extrémité des ailes du limbe.

B. — 1° Une seconde forme de cécidie comprend, comme la précédente, les deux verticilles terminaux de la pousse dont le développement est arrêté et les entre-nœuds épaissis ; seulement les feuilles hypertrophiées du verticille externe sont assez courtes (10 mill.) et surtout élargies vers le milieu et non à la base ; elles se terminent enfin par une pointe peu aiguë, recourbée en dehors, ce qui donne à la cécidie l'aspect d'un calice évasé (C, fig. 17).

J'ai assez rarement rencontré cette galle dans la forêt de Fontainebleau et à Druyes (Yonne), au mois d'août (1) ; elle est signalée par Schlechtendal (2) dans le deuxième supplément de son célèbre Catalogue. La cécidie figurée par Massalongo (3) en 1893 doit être rapportée à la forme que nous décrivons ici : les feuilles du verticille externe, hypertrophiées et lancéolées, enveloppent le verticille interne comme trois valves ; elles sont élargies partout et à pointe recourbée en dehors.

Anatomie : Les modifications histologiques que présentent les aiguilles anormales du verticille externe indiquent surtout un arrêt dans la différenciation des tissus : le faisceau libéro-ligneux (C_1, fig. 18) n'est pas aussi développé que dans la feuille saine et les fibres péricycliques sont à peine épaissies, difficiles à distinguer sur une section transversale. Le canal sécréteur est caractérisé par un diamètre beaucoup plus petit qu'à l'état normal (60 μ au lieu de 100 μ), son contour est irrégulier et la taille même des cellules sécrétrices ou des cellules de la gaine très variée.

L'accroissement en largeur du limbe provient surtout de la grande extension latérale que prend le tissu aréolé dont les cellules, nombreuses et hypertrophiées, parfois allongées, ont des parois munies d'abondantes ponctuations.

---

(1) C. Houard : *Sur quelques Zoocécidies nouvelles ou peu connues recueillies en France* (Marcellia, Padova, t. 1, 1902, p. 42, n° 27).

(2) D. von Schlechtendal : *Die Gallbildungen* (*Zoocecidien*) *der deutschen Gefässpflanzen. Zweiter Nachtrag* (Zwickau, Jahresber. Ver. Natk., 1895, p. 3).

(3) C. Massalongo : *Le Galle nella Flora italica* [*Entomocecidii*] (Verona, Mem. Acc. agric., (3) t. 69, 1893. p. 102, n° 66, pl. XV, 5-6).

La sclérification d'une telle feuille anormale débute au milieu de la face supérieure et se propage ensuite dans la direction du faisceau vasculaire.

Lagerheim (1) a signalé cette galle en calice comme étant très commune aux environs de Stockholm. Il la figure exactement et la décrit ainsi : Une larve qui est sans doute celle de l'*Hormomyia juniperina* vit entre les trois petites aiguilles internes, fortement réunies entre elles, qui n'atteignent que 7 millimètres de long sur 1 ou 1,5 millimètre de large ; ces trois aiguilles sont entourées par un verticille d'autres beaucoup plus longues et plus larges dont la pointe est courbée en dehors. A la base de la cécidie sont quelques petites bractées suivies enfin d'aiguilles normales.

Cette cécidie scandinave présente ainsi des caractères plus accentués que celle qui déforme le Genévrier du Bassin parisien. De plus, elle se montre identique comme forme et comme dimensions à une cécidie assez abondante sur les Genévriers croissant à de hautes altitudes et que nous signalons plus loin. — Ce fait n'a rien qui nous surprenne, les substrata étant à peu près les mêmes, puisque les Genévriers des Alpes et ceux des régions septentrionales de l'Europe présentent des caractères morphologiques et anatomiques identiques (2).

N'ayant pas eu à ma disposition d'échantillons scandinaves, je n'ai pu vérifier si l'histologie de la cécidie en calice du nord de l'Europe était la même que celle de la galle alpine.

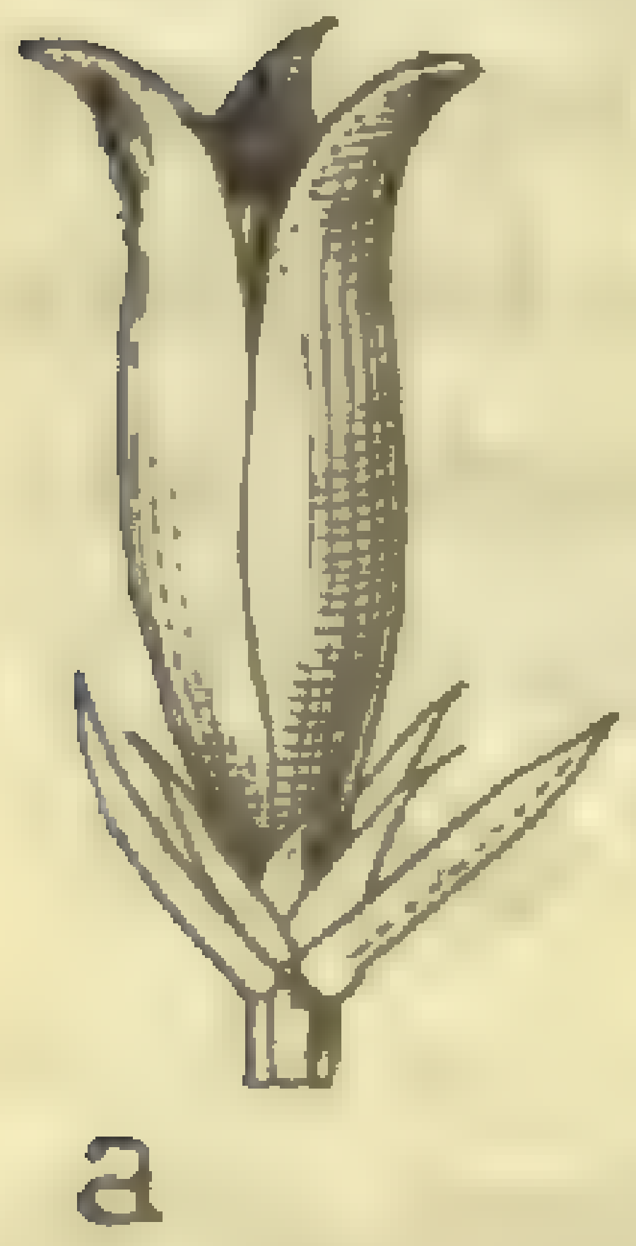
Aux environs de Mariehamn, Lagerheim (*l. c.*, p. 124-125) a également observé des exemplaires de cette galle en forme de calice déformés par un Ériophyide qui vit entre les aiguilles et il désigne sous le nom de « Doppelcecidium » cette curieuse association. La cécidie attaquée reste courte, ses aiguilles externes sont élargies à la base, renflées dans leur région médiane et appliquées les unes contre les autres à leur sommet. L'altération anatomique qui en

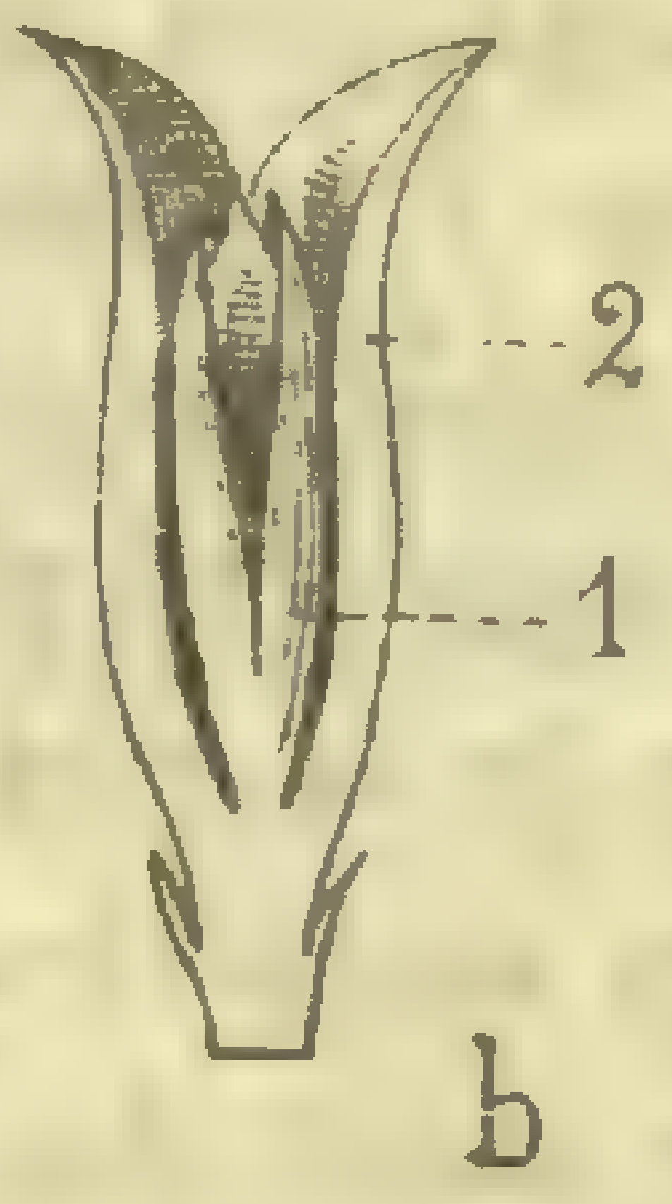
(1) G. von Lagerheim : Entom. Tidskr., Stockholm, t. 20, 1899, p. 122, pl. V, 5

(2) D'après les recherches de G. Bonnier, Vallot, Wettstein, Behrens, etc.

résulte est considérable et se traduit par un arrêt dans la différenciation des tissus : les nombreuses fibres scléreuses qui existent dans le mésophylle de la galle en calice n'apparaissent pas, l'hypoderme est moins épais et le canal sécréteur déformé.

2° Sur la variété alpine du *Juniperus communis* L. (*J. alpina* Clus. ; *J. nana* Willd.) croissant dans les montagnes, on rencontre très souvent une cécidie en forme de calice, présentant le même nombre de verticilles déformés que la cécidie en calice de la plaine, décrite plus haut, mais de taille un peu supérieure (jusqu'à 12 mill. de longueur) et plus élégante (fig. 6-8) ; elle se rapproche fort par son aspect extérieur de celle décrite en Suède par Lagerheim. Colorée d'abord en vert, elle devient vite brunâtre.





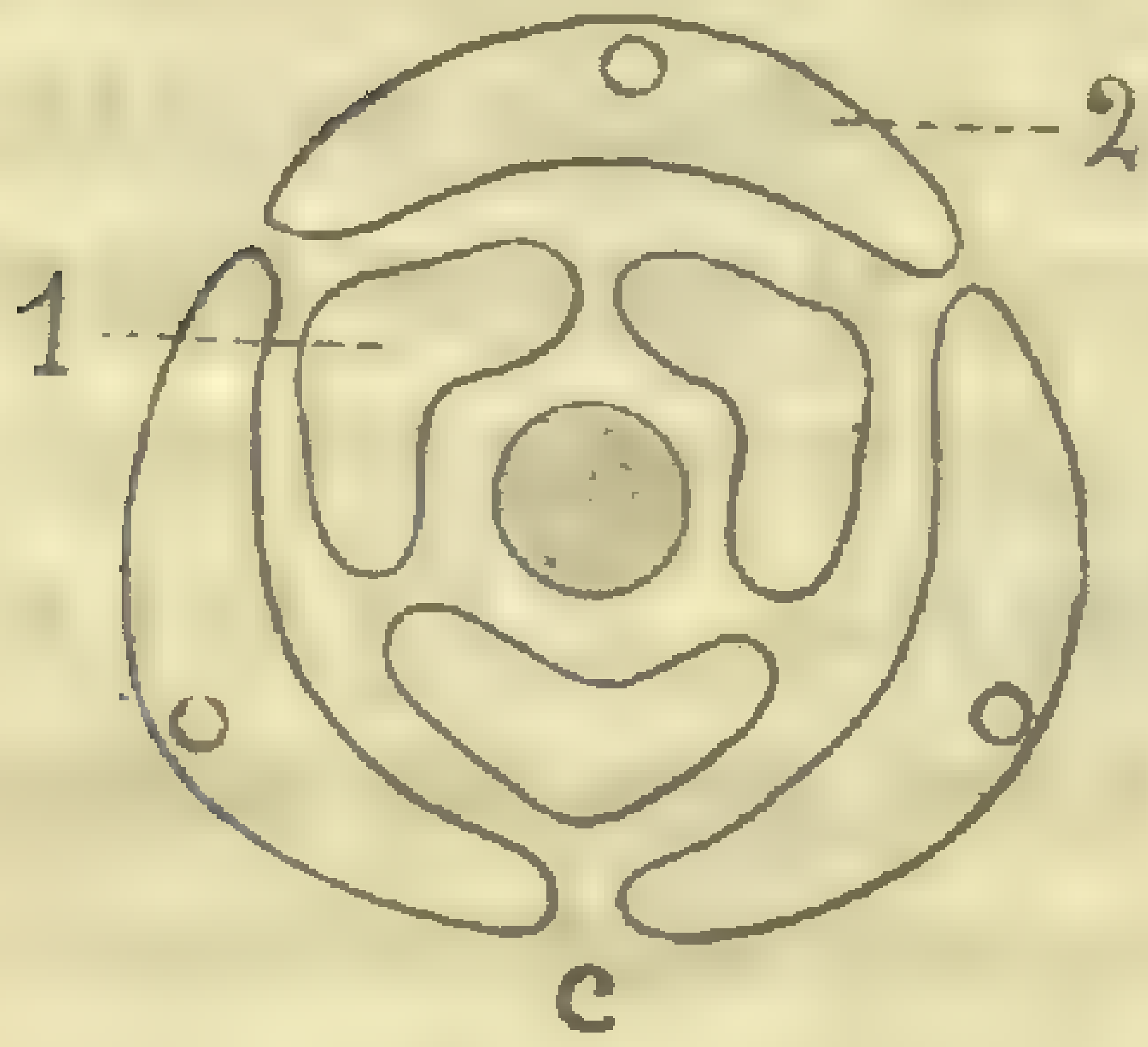


Fig. 6 (*a*). — Vue extérieure de la cécidie en calice (d'ap. nat.).

Fig. 7 (*b*). — Coupe longitudinale de la même galle (d'ap. nat.).

Fig. 8 (*c*). — Diagramme.

J'en ai recueilli de nombreux échantillons au Brévent, vis-à-vis de la chaîne du Mont-Blanc, le 16 août 1900, à 1800 mètres environ d'altitude ; puis en 1901 au col inférieur de Vergio (Corse) entre la forêt d'Aïtone et celle de Valdoniello (1). Incidemment, dans sa description de galles d'Orient, Rübsaamen (2) dit en posséder quelques exemplaires provenant du Tyrol et de l'ouest de la Prusse ; Kieffer (3) figure la cécidie dans sa Monographie des Cécidomyides d'Europe et d'Algérie.

Anatomie : C'est surtout en largeur que la feuille parasitée du verticille externe diffère de l'aiguille normale : les parenchymes chlorophylliens et lacuneux multiplient activement leurs cellules hypertrophiées ; les cellules de l'épiderme supérieur augmentent en nombre et écartent les files de stomates qui deviennent irrégulières. Le faisceau libéro-ligneux lui-même (en D_1, fig. 20) est plus étalé que celui de la feuille saine et un tiers plus large environ (comparer les figures F_1 et D_1) ; il possède deux grandes ailes latérales de tissu aréolé. Ce grand développement du parenchyme et de l'appareil vasculaire entraîne l'hypertrophie du canal sécréteur qui acquiert un diamètre énorme par rapport au canal normal : 250 μ au lieu de 120 ; ce canal se montre de plus parfaitement circulaire et muni d'une gaine bien nette.

---

(1) C. Houard : Marcellia, Padova, t. 1, 1902, p. 42, n° 27 ; p. 93, n° 15.

(2) E.-H. Rübsaamen : *Mittheilung über die von Herrn J. Bornmüller im Oriente gesammelten Zoocecidien* (Zool. Jahrb., Iéna, 2. Abth., t. 16, 1902, p. 270).

(3) Kieffer : Paris, Ann. soc. ent., t. 69, 1900, pl. XXXV, 4.

L'appareil de protection de la feuille anormale s'exagère aussi. Non seulement l'hypoderme et l'épiderme de la face inférieure possèdent des cellules à parois lignifiées très épaisses, mais encore les parois de l'hypoderme de la face opposée s'accroissent au point d'obstruer parfois presque entièrement la lumière des cellules. C'est au milieu de la face supérieure du limbe que la lignification des fibres hypodermiques débute dans les échantillons jeunes ; plus tard elle envahit les cellules de parenchyme situées au dessus du faisceau vasculaire, les transformant en fibres courtes à grosses parois, puis elle gagne les cellules endodermiques qui deviennent massives et relient les fibres de la région supérieure au volumineux amas de fibres péricycliques.

La pointe recourbée des aiguilles externes de la cécidie est presque complètement envahie par les éléments scléreux et le parenchyme non lignifié ne subsiste plus que sous la forme d'une étroite bande au niveau du canal sécréteur.

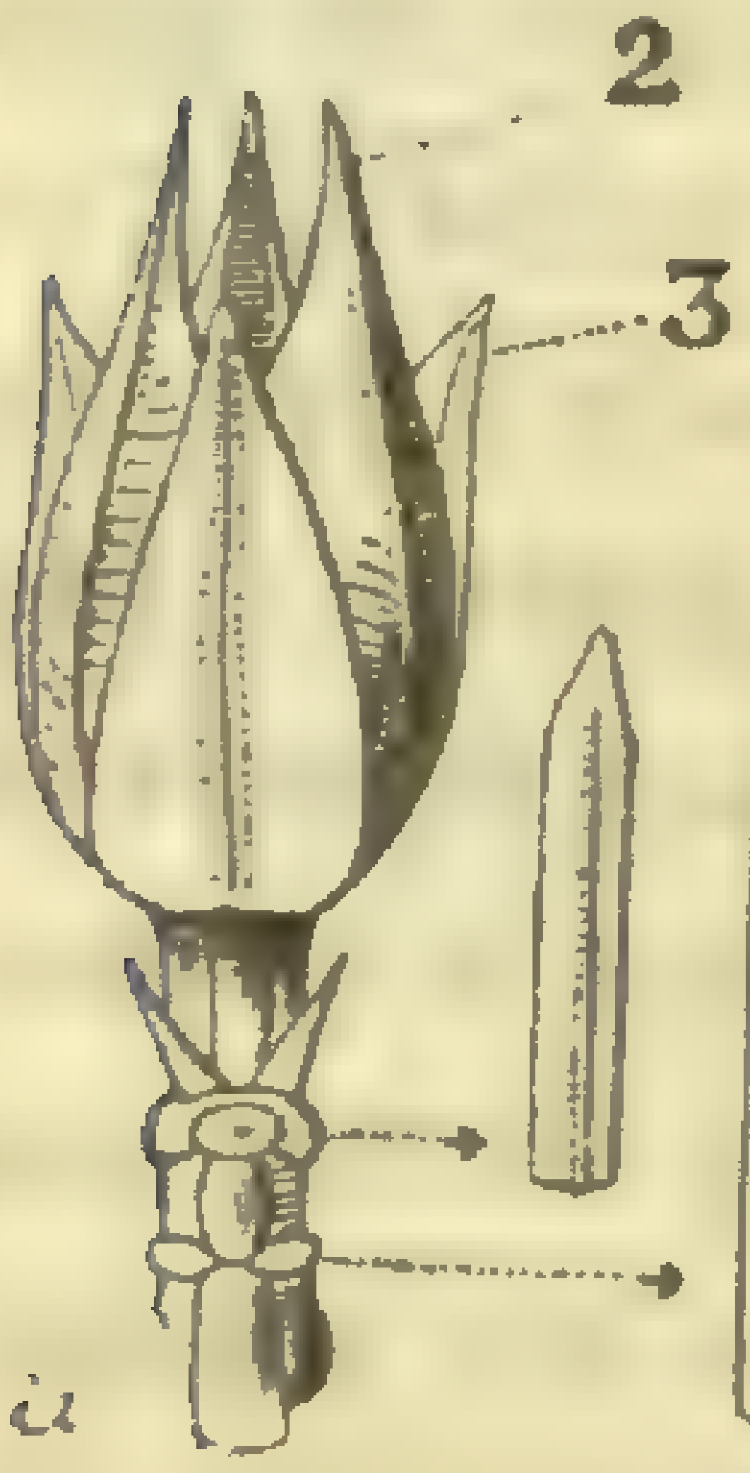
Il est intéressant de constater que ce sont surtout les *caractères alpins* qui se trouvent exagérés dans les feuilles anormales du verticille externe de la galle des montagnes. Rappelons, en effet, que ces caractères alpins, présentés par les feuilles du Genévrier commun croissant aux hautes altitudes et mis en lumière dès 1891 par M. Gaston Bonnier (1) sont les suivants : Grand développement de tous les tissus destinés à l'assimilation et à la secrétion, de même que tous ceux qui ont pour rôle de protéger l'organe contre les variations de température ; grandes dimensions du canal sécréteur dont le diamètre devient parfois deux fois supérieur à celui du canal de la feuille de la plaine; limbe d'épaisseur plus considérable et muni de parenchyme et de tissu palissadique bien développés; enfin, tissus protecteurs fort abondants, fibres hypodermiques mieux développées et couche lignifiée de la cuticule épidermique plus accentuée. — L'anatomie de la feuille parasitée nous a permis de constater l'accentuation de tous ces caractères.

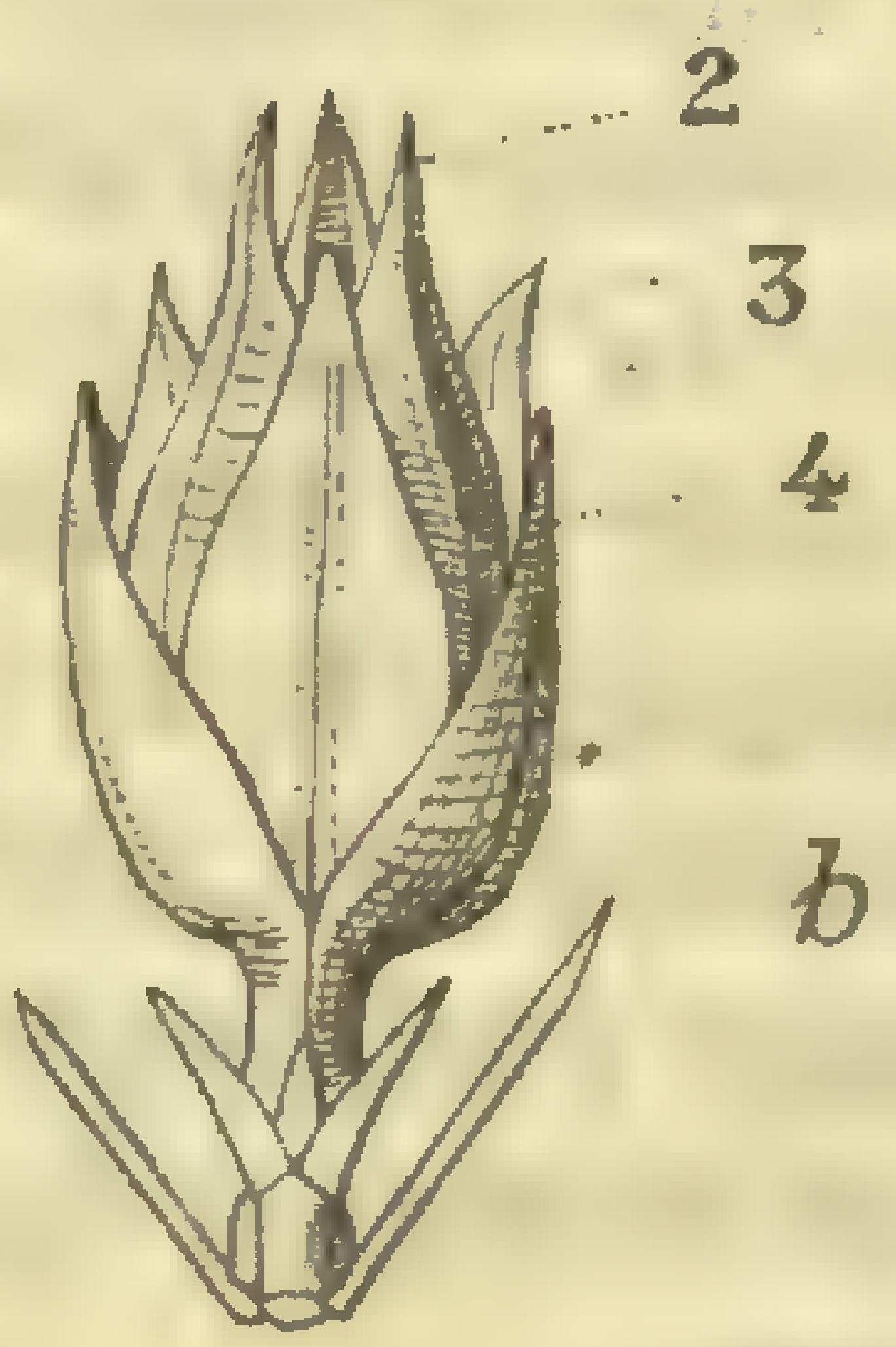
---

(1) G. Bonnier : *Les variations de la structure chez une même espece* (Paris, C.-R. ass. franç. avanc. sci., 1891, p. 521-525).

III. Galles constituées par plusieurs verticilles de feuilles et affectant la forme d'un gros bourgeon.

Sur le même Genévrier alpin on trouve souvent une jolie galle en forme de gros bourgeon constituée aux dépens des feuilles, déformées et très élargies, de trois et parfois de quatre verticilles terminaux (fig. 9 à 11).





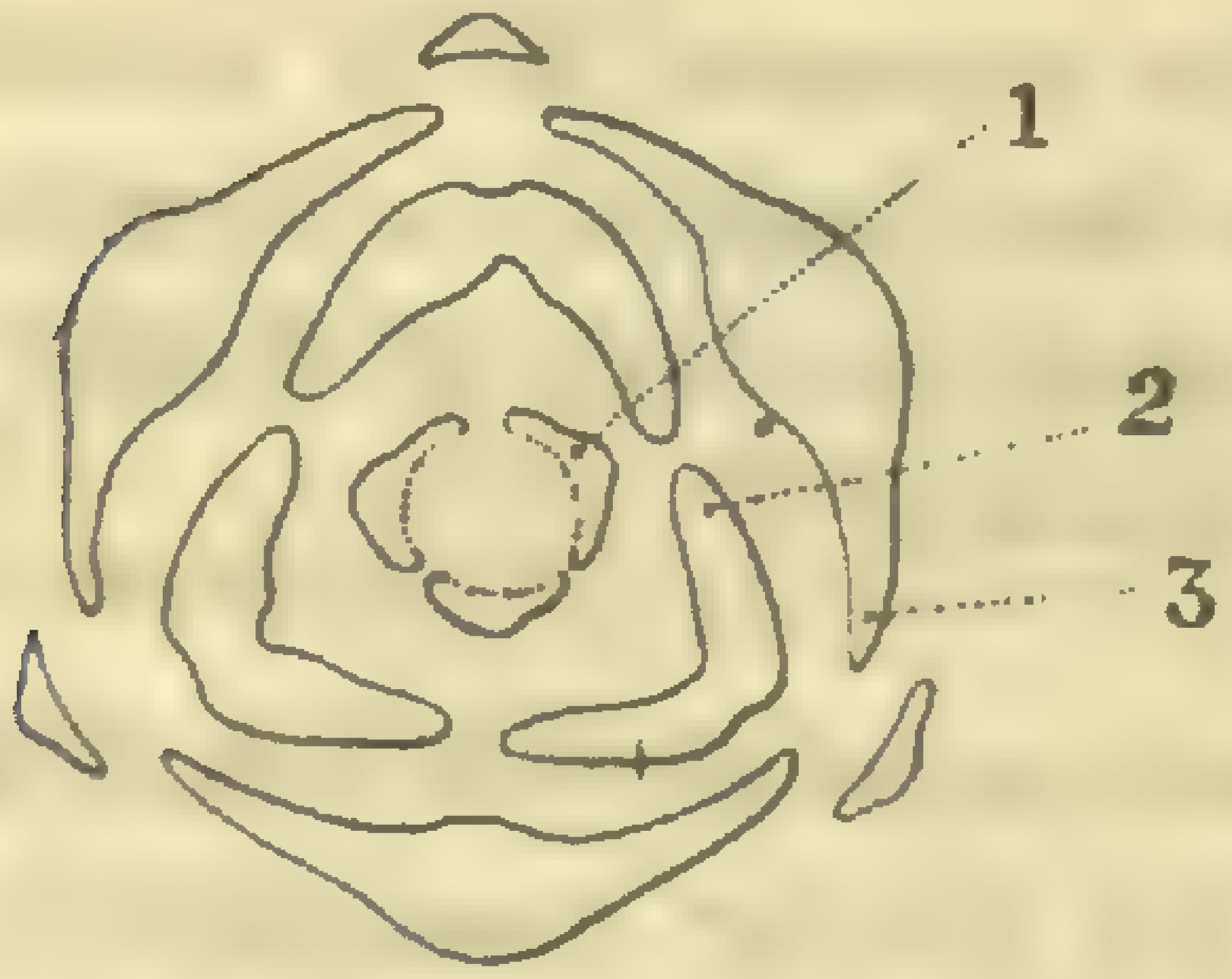


Fig. 9 (*a*). — Aspect de la cécidie en bourgeon (d'ap. nat.).

Fig. 10 (*b*). — Cécidie comprenant quatre verticilles de feuilles déformées (d'ap. nat.).

Fig. 11 (*c*). — Diagramme de la galle.

Les aiguilles du verticille interne (1), restées très courtes (3 mill. environ), sont étroitement serrées et entourent la cavité larvaire. Dans le verticille suivant (2), les feuilles, vertes et longues de 7 à 12 millimètres, sont fortement concaves vers l'intérieur. Celles du troisième verticille (3) sont plus épaisses et plus larges, moins longues que les précédentes (6 à 10 mill. environ). Enfin, le quatrième verticille est presque normal en général (fig. 9), ses aiguilles se distinguant des feuilles ordinaires par une différence de longueur de quelques millimètres; parfois, elles s'élargissent beaucoup à la base, restent courtes (4, fig. 10) et prennent part à la constitution de la cécidie.

J'en ai trouvé de nombreux exemplaires, le 13 août 1898, à 1700 mètres d'altitude sur un sommet voisin du Mont-Mézenc, dans la Haute-Loire (1) et le 16 août 1900 au Mont-Brévent (Haute-Savoie). Les arbustes qui portaient chacun plusieurs centaines de ces jolies petites galles d'un vert foncé (fig. 12) avaient à peine deux décimètres de hauteur et des rameaux très étalés sur le sol, longs d'un mètre environ. M. Molliard a eu l'amabilité de me signaler la même cécidie à Salvan (Valais) à 800 mètres d'altitude.

Sur la forme alpine du Génévrier, la galle en bourgeon est rapportée par la plupart des auteurs à l'action de la larve de l'*Oligotrophus juniperinus*. Elle fut rencontrée dans le Tyrol par Peyritsch, dès 1885, et par Dalla-Torre à 1900 m. d'altitude, comme l'indique ce dernier (2). En Italie, elle a été décrite par Massalongo (3) qui en a donné un bon dessin, par Bezzi (4) jusqu'à l'altitude de 2500 mètres, puis par Cecconi (5) ; elle existe aussi en Écosse, d'après Cameron (6), Trail, etc.

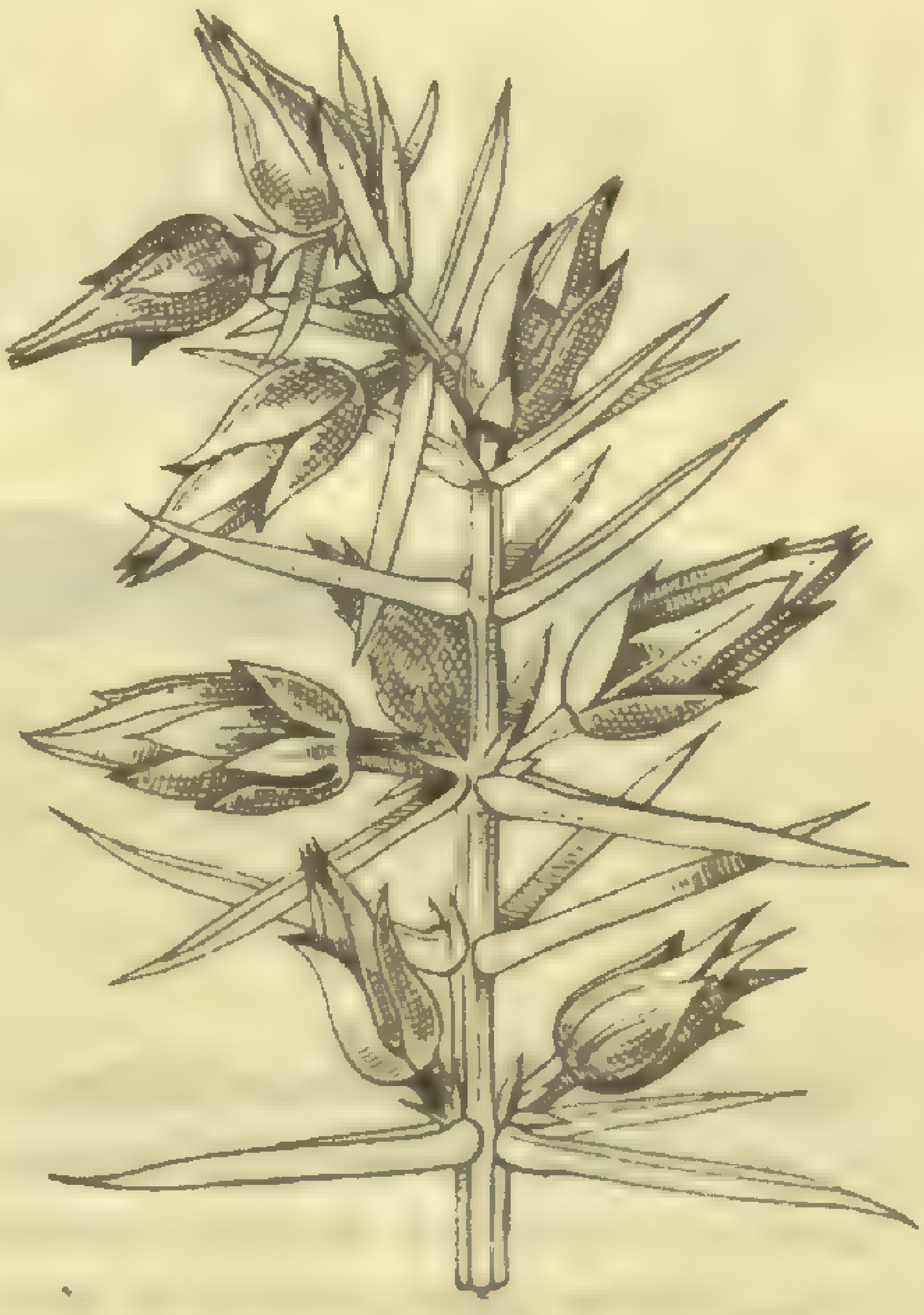


Fig. 12. — Rameau de *Juniperus communis* var. *alpina* portant neuf cécidies produites par l'*Oligotrophus juniperinus* (d'ap. nat.).

C'est évidemment la même cécidie que la plupart des auteurs ont signalée sur le Genévrier commun, avec l'*Oligotrophus juniperinus* comme cécidozoaire. Nous ne citerons ici que les principaux travaux relatifs à cette galle.

---

(1) C. Houard : *Étude anatomique de deux galles de Genévrier* (Trav. lab. zool. Wimereux, t. 7, 1899, p. 298-304. fig. 1-4, pl. XX).

(2) K. von Dalla-Torre : *Die Zoocecidien und Cecidozoen Tirols und Vorarlbergs* (Innsbruck, Ber. naturw.-med. Ver., 1892, p. 135 ; 1893, p. 11 ; 1895, p. 14).

(3) C. Massalongo : Verona, Mem. Acc. agric., (3) t. 69, 1893, p. 241, n° 190, pl. XXXIX, 2.

(4) M. Bezzi : Rovereto, Atti Acc. sci. lett. ar., (3) t. 5, 1899, p. 22, n° 44.

(5) G. Cecconi : *Terza contribuzione*... etc. (Malpighia, Genova, t. 14, 1900, p. 230, n° 2) ; *Contribuzioni alla cecidiologia italica* (Modena, Staz. sper. agr. ital., t. 34, 1901, p. 735, n° 28).

(6) P. Cameron : Glasgow, Trans. Nat. Hist. Soc., (2) t. 1, 1883-1886, p. 296.

Rübsaamen en 1889 et 1890 (1) en a donné la description suivante : Par suite du raccourcissement des entre-nœuds terminaux, trois verticilles de feuilles prennent part à sa constitution ; les feuilles du verticille interne qui entourent la larve n'atteignent que 5 à 9 millimètres de longueur ; celles du second verticille sont plus longues, fortement élargies à la base et serrées les unes contre les autres ; enfin celles du troisième verticille sont moins hypertrophiées que les précédentes. Le dessin que l'auteur donne de la galle (pl. II, fig. 10 *a*) est excellent. En 1892, dans son travail sur les

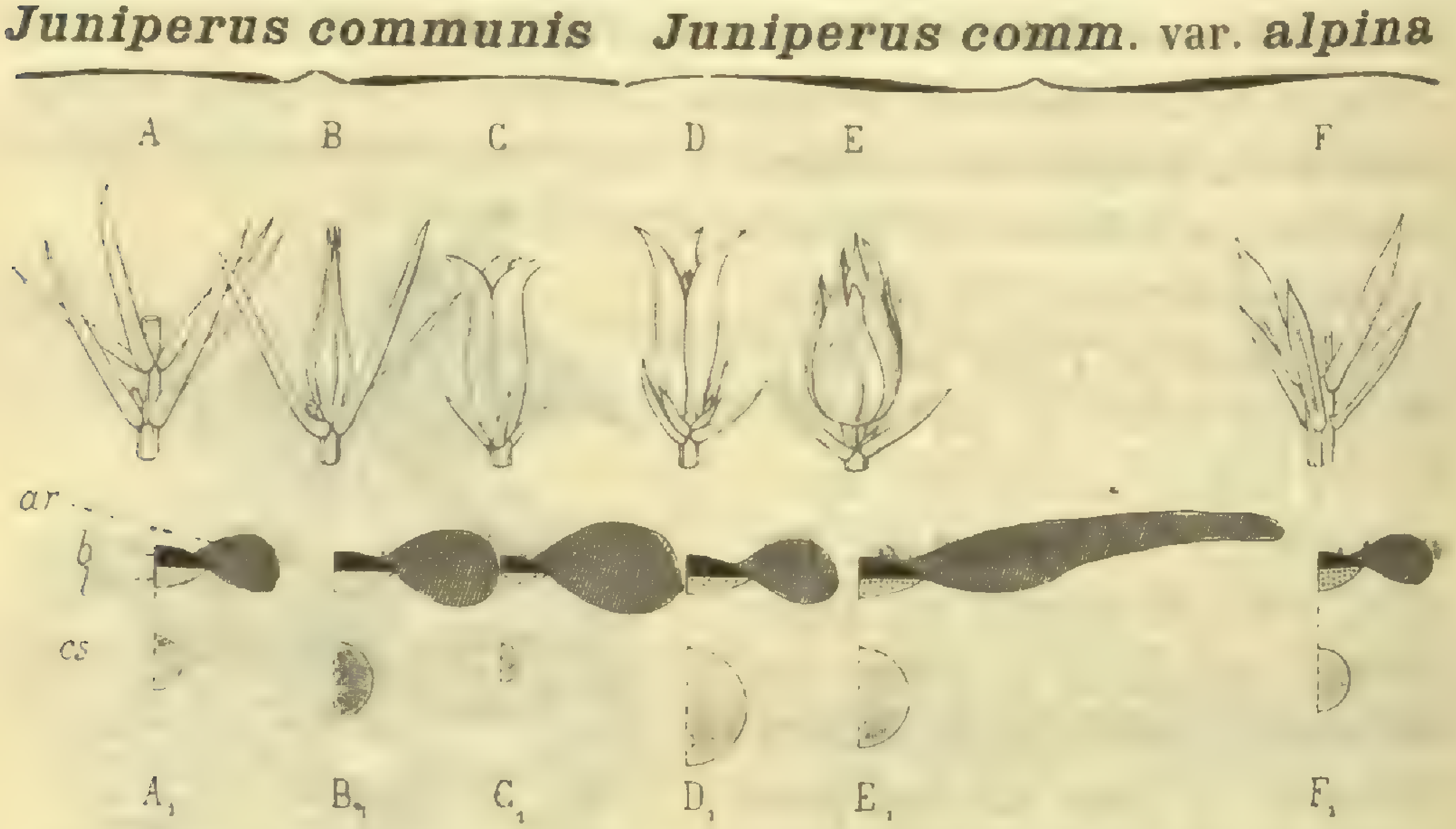


Fig. 13 à 24. — Premier tableau d'ensemble : cécidies du *Juniperus communis* et de sa variété alpine. Les schémas situés au-dessous des dessins, qui figurent le profil des cécidies ou des verticilles normaux, représentent la moitié droite du faisceau libéro-ligneux (bois *b*, liber *l*) de la nervure de la feuille saine ou parasitée, l'aile droite de tissu aréolé *ar*, puis plus bas la moitié droite du canal sécréteur *cs*. Tous ces schémas ont été exécutés à la même échelle et permettent par un simple coup d'œil la comparaison des modifications anatomiques apportées par les parasites aux éléments d'assimilation et de sécrétion des feuilles.

Fig. 13-14 (A, A_1). — Verticille normal d'un rameau de *J. communis*.
Fig. 15-16 (B, B_1). — Galle de l'*Oligotrophus Panteli* sur la même plante.
Fig. 17-18 (C, C_1). — Cécidie en calice sur le même substratum.
Fig. 19-20 (D, D_1). — Galle en calice sur la variété alpine.
Fig. 21-22 (E, E_1). — Galle en bourgeon sur la même variété.
Fig. 23-24 (F, F_1). — Verticille normal d'un rameau de la variété alpine.

---

(1) E. H. Rübsaamen : Berliner ent. Zs., t. 33, 1889, p. 63-64, n° 4 *a*, *b* ; Id, t. 37, 1892, p. 376-377, pl. XVI. 4, pl. VII, 11 ; Bonn, Verh. nathist. Ver., t. 47. 1890, p. 38, n° 75, pl II. 10 *a*; *b*.

diptères du Museum de Berlin, Rübsaamen a décrit l'adulte plus complètement que ne l'avaient fait ses devanciers (1) et figuré l'aile et la pupe larvaire.

Une autre forme de la même cécidie, figurée par Rübsaamen (pl. II, fig. 10 *b*), est plus courte de moitié environ, massive, sessile, entourée à la base par une collerette de bractées d'aiguilles raccourcies peu déformées. Les deux mêmes formes ont été signalées et figurées par Massalongo (2) et recueillies également par Bezzi (3).

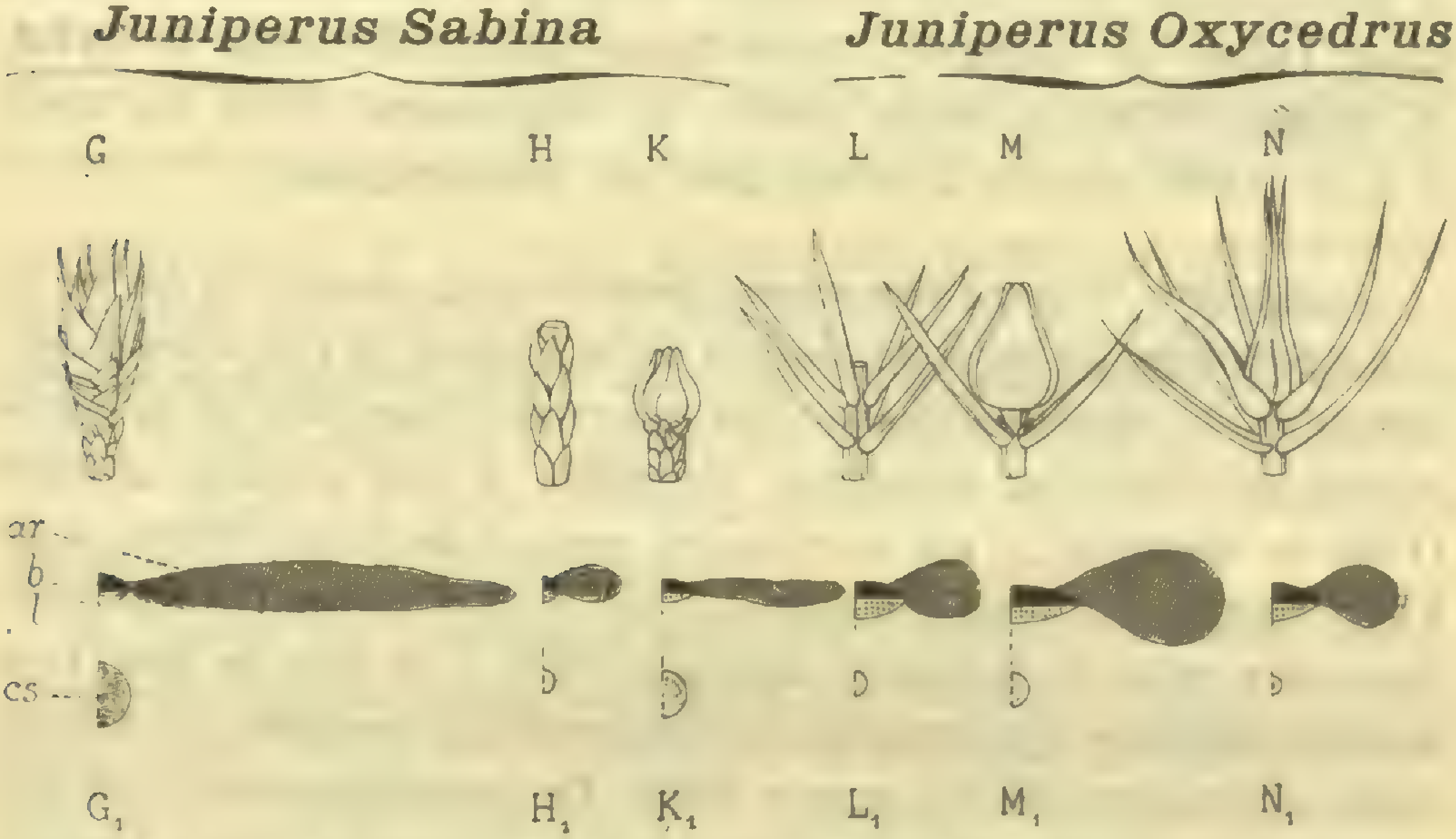


Fig. 25 à 36. — Second tableau d'ensemble : cécidies du *Juniperus Oxycedrus* et du *J. Sabina*. Les dessins d'ensemble et les schémas sont disposés comme dans le tableau précédent.

Fig. 25-26 (G, G_1). — Galle de l'*Oligotrophus Sabinæ* sur le *J. Sabina*.
Fig. 27-28 (H, H_1). — Rameau normal de la même plante.
Fig. 29-30 (K, K_1). — Galle d'un *Oligotrophus* sur le Genévrier Sabine.
Fig. 31-32 (L, L_1). — Verticille normal d'un rameau de *J. Oxycedrus*.
Fig. 33-34 (M, M_1). — Galle courte sur la même plante.
Fig. 35-36 (N, N_1). — Galle allongée sur le Genévrier Oxycèdre.

---

(1) Les principaux renseignements relatifs au parasite sont contenus dans les mémoires suivants : Linné (1761 et 1788), de Geer (1782), Meigen (1804), Latreille (1805), Macquart (1834), Zetterstedt (18 0), Winnertz (1854), Bremi (1847), etc... dont on trouvera le détail dans le *Synopsis Cecidomyidarum* de J. E. von Bergenstamm et P. Löw (Wien, Verh. z. b. Ges., t. 26, 1876, p. 49-50) et dans Kertész, *Catalogus dipterorum*, t. 2, 1902, p. 74-75.

(2) C. Massalongo : Verona, Mem. Acc. agric., (3) t. 69, 1893, p. 101, n° 65, pl. XXXIX, 1.

(3) M. Bezzi : Rovereto. Atti Acc. sci. lett. ar., (3) t. 5, 1899, p. 22, n° 43.

La galle en bourgeon de l'*Oligotrophus juniperinus* semble très commune dans toute l'Europe. En Italie, elle fut signalée par Cecconi (1897) et Corti (1901); Trotter et Cecconi ont distribué dans leur *Cecidotheca italica* (1900, n° 11) un échantillon provenant de Vallombrosa. Trotter l'a rencontrée en Espagne (1902), Hieronymus (1890) et Rübsaamen (1901) en Allemagne, Szépligeti (1890, 1895) et Schenkling (1896) en Hongrie, Dalla-Torre (1892-1895) dans le Tyrol, A. Müller (1876) et Fitch (1880) en Angleterre. Plus au nord, F. Löw (1888) signale la même galle en Norwège, etc.

Anatomie : N'ayant pas encore trouvé cette cécidie en forme de bourgeon dans les pays de plaines de la France, je rappellerai seulement ici la structure des feuilles externes d'une galle de la forme alpine du Genévrier commun, recueillie à une grande altitude (1700 m. environ). C'est le cylindre central de l'aiguille qui subit l'hypertrophie la plus considérable car il devient quatre fois aussi large que celui de la feuille normale (1400 μ au lieu de 360), l'ensemble du limbe hypertrophié n'atteignant que trois fois les dimensions ordinaires (3600 μ contre 1200). Ce développement anormal provient en partie de l'élargissement du faisceau libéro-ligneux (300 μ au lieu de 120) dont le nombre de files de vaisseaux double sensiblement; mais il résulte surtout de l'hypertrophie énorme que subissent les ailes vasculaires du tissu aérolé (E_1, fig. 22). Dans la feuille saine, ces ailes comportent de dix à quinze cellules polyédriques serrées les unes contre les autres. Ce nombre peut s'élever à plus de cent pour chacune des ailes anormales qui s'étalent à droite et à gauche du faisceau médian et atteignent souvent jusqu'à huit fois la longueur ordinaire; les ailes de tissu aréolé contribuent ainsi pour la meilleure part à l'élargissement si accusé des feuilles du troisième verticille. Les ailes libériennes à gros noyaux sont aussi très développées.

Dans le même rapport que l'appareil vasculaire, le tissu en palissade de la feuille anormale subit une augmentation dans le nombre de ses éléments; il est aussi plus riche en grains de chlorophylle. Le parenchyme lacuneux multiplie énormément ses cellules, les stomates se montrent beaucoup plus nombreux et rangés en une trentaine de files irrégulières, au lieu de quinze rangs environ qu'ils comprennent dans la feuille saine.

Le canal sécréteur (E_1, fig. 22) suit le même développement : son diamètre atteint 200 μ au lieu de 60 ; les cellules de sa gaine sont épaissies et allongées en direction tangentielle ; enfin, ses cellules sécrétrices de tailles irrégulières sont plus nombreuses.

Comme dans la cécidie précédemment décrite, nous retrouvons ici une accentuation très marquée des caractères alpins de la feuille : grand développement des tissus destinés à l'assimilation, épaisseur du limbe augmentée, tissus protecteurs beaucoup plus abondants et représentés par les fibres hypodermiques de la face inférieure.

Remarques : 1° Je laisse de côté une forme spéciale de galle rencontrée aux environs de Stockholm par M. C. Forsberg et décrite en quelques lignes seulement dans le travail de Lagerheim (1899, p. 124) déjà cité plusieurs fois : cette cécidie est semblable comme forme à la galle ovoïde, brusquement rétrécie à la base, du *Juniperus Sabina* (voir plus loin).

2° Toutes les cécidies du Genévrier commun examinées précédemment sont des galles terminales des rameaux, c'est-à-dire des acrocécidies. Fitch (1) avait signalé en 1883 une déformation latérale qu'il attribuait à un diptère ; mais d'après la description et le dessin qu'il en donne il est facile de se rendre compte que cette prétendue zoocécidie est la mycocécidie bien connue due à un *Gymnosporangium*.

JUNIPERUS EXCELSA M. B. (et FŒTIDISSIMA Willd.).

Sur ces Genévriers d'Asie Mineure plusieurs cécidies ont été signalées ; nous les décrirons rapidement.

1° Sur un échantillon d'herbier recueilli par Bornmüller aux environs d'Amasia, entre 400 et 1600 mètres d'altitude, Thomas (2) a aperçu une petite galle élancée, de 2 millimètres d'épaisseur sur 5 millimètres environ de longueur (fig. 37, A), assez semblable à celle que l'*Oligotrophus Sabinæ* engendre sur le *J. Sabina*.

Rübsaamen (3) signale et figure la galle sur un échantillon récolté dans la même localité entre 600 et 900 mètres au-dessus de la mer.

---

(1) E. A. Fitch : London, Trans. Ent. Soc., 1883, Proc. p. 6, 1 fig.

(2) F. Thomas : Wien. Verh. z. b. Ges., t. 42, 1892, p. 374.

(3) E. H. Rübsaamen : Zool. Jahrb., Iena, 2. Abth., t. 16, 1902, p. 268-270, nᵒˢ 40-44, pl. XIII, 16-21.

2° Une autre galle d'aspect assez arrondi (fig. 37, B), ayant 7 millimètres de longueur environ et 4 ou 5 millimètres de largeur, est figurée par Rübsaamen : les aiguilles déformées qui la composent sont très élargies à la base, à dos rond et à pointe effilée.

3° Le même Auteur, dans le mémoire cité, décrit encore une autre cécidie qui a une longueur de 10 millimètres environ (fig. 37, C) et 3 ou 4 millimètres de large à la base. Elle se trouve sur des échantillons de *J. excelsa* de l'herbier Boissier qui avaient été décrits autrefois sous le nom de *J. macropoda*. Thomas avait déjà signalé cette galle, récoltée dans le sud de la Perse par C. Hausknecht en 1868, et la ressemblance qu'elle offre avec celle de l'*Oligotrophus Sabinæ*.

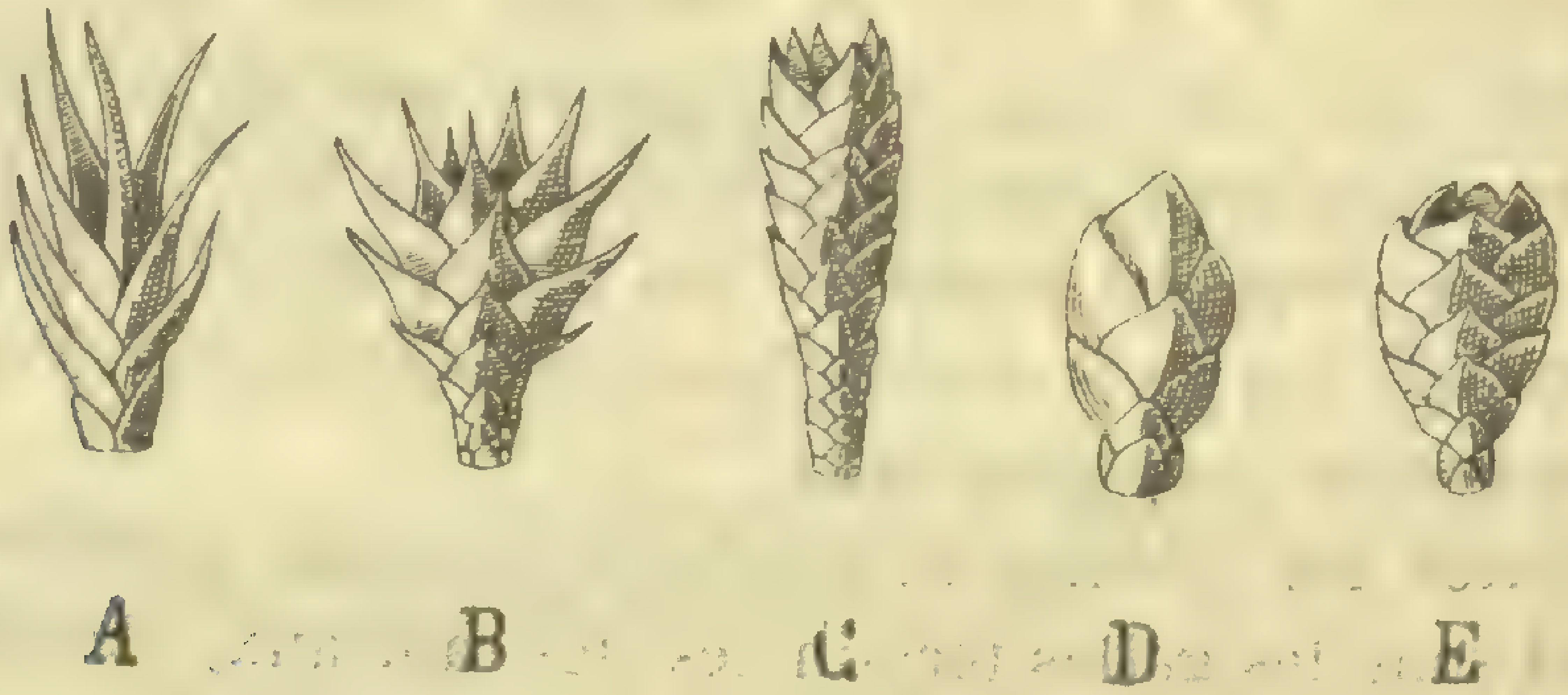


Fig. 37 à 41. — Différentes formes de cécidies présentées par le *Juniperus excelsa* (d'ap. Rübs.).

4° Enfin les échantillons de l'herbier Boissier montrent encore, d'après Rübsaamen, de petites cécidies ovoïdes (fig. 37, D) formées par de grosses écailles et brusquement atténuées à la base, de tous points semblables à celles qu'un *Oligotrophus* indéterminé produit sur la Sabine.

5° A l'extrémité des rameaux de *J. fœtidissima*, récoltés en Phrygie à 1800 mètres au-dessus de la mer, Rübsaamen a encore décrit et figuré une galle ovoïde (fig. 37, E), longue de 7 à 9 millimètres et épaisse de 4 à 5 millimètres, atteignant ses plus grandes dimensions transversales au milieu de sa hauteur. Les écailles très élargies sont d'un vert grisâtre, munies d'une carène dorsale bien nette et terminées en pointe obtuse.

JUNIPERUS INTERMEDIA Schur. (1)

Dalla-Torre a signalé, en 1895 (2) et sans autres détails, des cécidies « Knickbeeren » dues à l'*Hormomyia juniperina*, recueillies dans le Tyrol.

JUNIPERUS MACROCARPA Sibth. et Sm.

Sur le Mont-Rotondo près de Sibillini, en août et à une altitude de 1.400 mètres, Bezzi (3) a récolté une galle semblable à celle de l'*Oligotrophus juniperinus*.

JUNIPERUS OXYCEDRUS L.

La larve d'un diptère, qui est sans doute l'*O. juniperinus*, transforme les jeunes rameaux du Genévrier Oxycèdre en de grosses cécidies coniques (fig. 42) ayant environ un centimètre de long sur trois quarts de centimètre de large à la base (fig. 43-44). Chaque galle comporte un verticille interne de feuilles courtes (1) fortement colorées et lignifiées qui entourent la chambre larvaire ; le verticille externe (2) comprend trois aiguilles un peu raccourcies, très épaisses, élargies et soudées à la base.

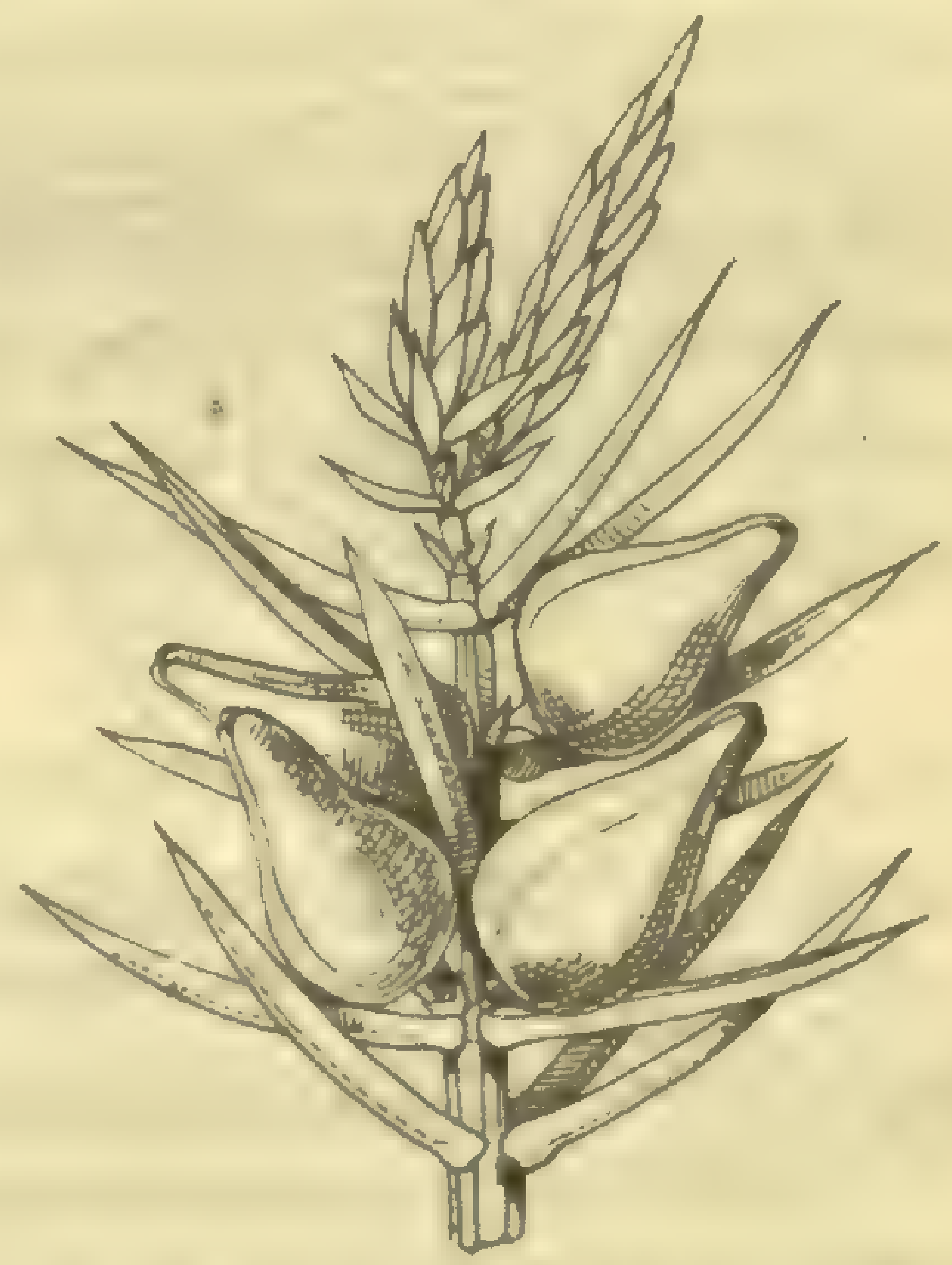


Fig. 42. — Rameau de *Juniperus Oxycedrus* portant quatre grosses galles courtes (d'ap. nat.).

J'ai rencontré cette jolie cécidie en France, dans la vallée de la Cèze (Gard) en 1898 (4) ; Hieronymus (5) l'a signalée comme ayant été recueillie plus au sud aux environs de Malaga par M. Sander. Enfin, c'est sans doute une galle due au même diptère que j'ai recueillie au bord des Hauts-Plateaux algériens, à Saïda, en avril 1900 : les aiguilles du verticille externe de la cécidie étaient un peu effilées et atteignaient jusqu'à 12 millimètres de longueur.

---

(1) J. Erb : *Ueber den Werth der Blattanatomie zur Charakterisirung von* Juniperus communis *L.*, J. nana *Willd. und* J. intermedia *Schur* (Ber. Schweiz. Bot. Ges., 1897, p. 83-95).

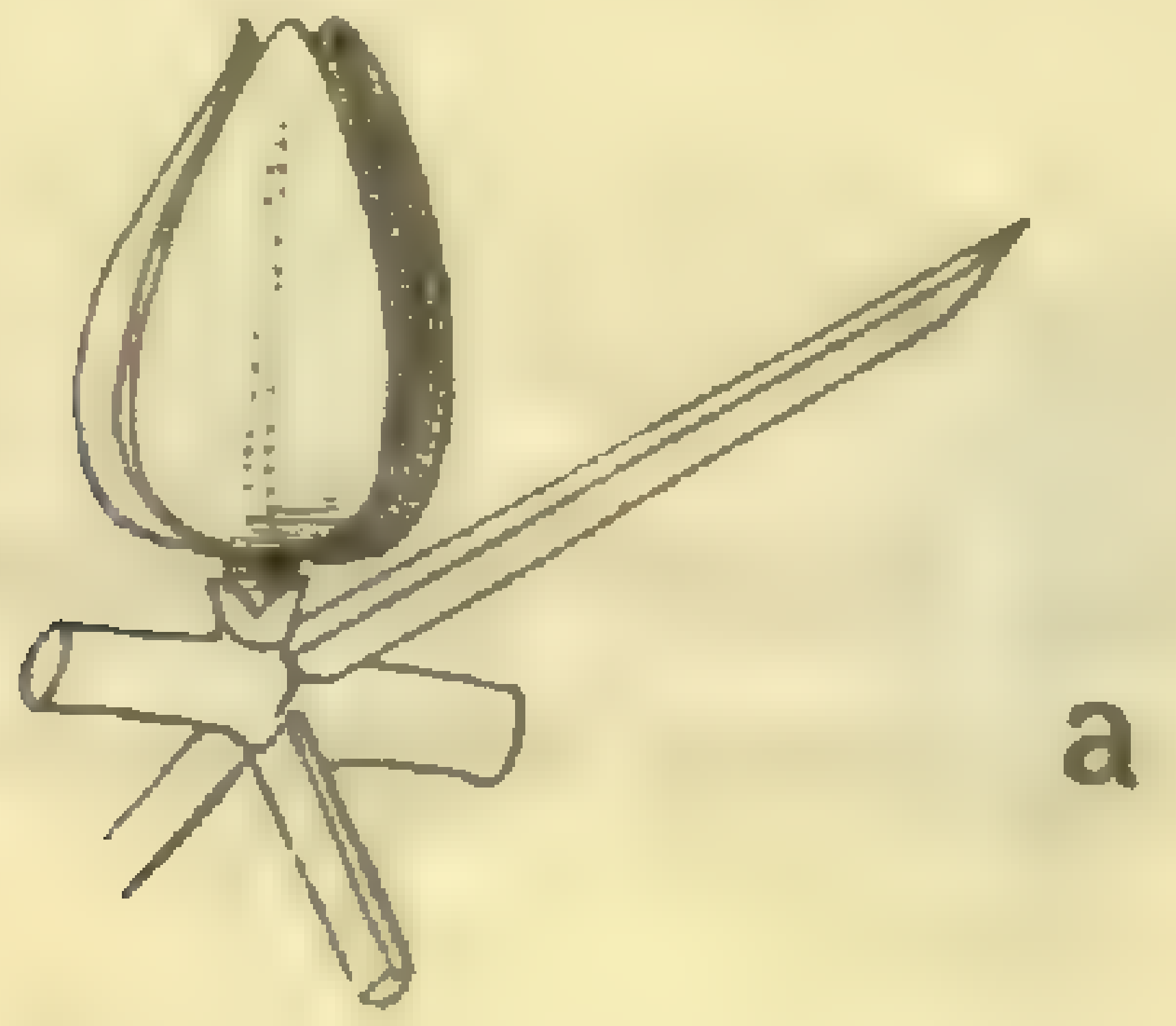
(2) C. von Dalla-Torre : Innsbruck, Ber. naturw.-med. Ver., 1895, p. 14.

(3) M. Bezzi : *Di alcuni cecidomiidi*.. etc. (Milano, Rend. Ist. lomb., (2) t. 32, 1899, p. 11, n° 15).

(4) C. Houard : Trav. lab. zool. Wimereux, t. 7, 1899, p. 304-310, fig. 4-6.

(5) G. Hieronymus : *Beiträge zur Kenntniss der europäischen Zoocecidien und der Verbreitung derselben* (Breslau, Jahresber. Ges. vaterl. Cultur, 1890, p. 145, n° 458).

Le même Genévrier de Saïda m'a offert encore une forme plus allongée et plus aiguë (fig. 45), comprenant trois verticilles d'aiguilles anormales (1). Les feuilles du verticille interne restent très courtes : 4 ou 5 millimètres seulement. Celles du second verticille acquièrent les trois quarts de la longueur normale (22 mill. au lieu de 30) ; elles sont accolées étroitement, très aiguës et renflées seulement dans leur moitié inférieure qui est munie d'une forte carène dorsale. Enfin, les aiguilles les plus externes de la cécidie ne sont épaissies qu'à la base et conservent leur taille ordinaire.



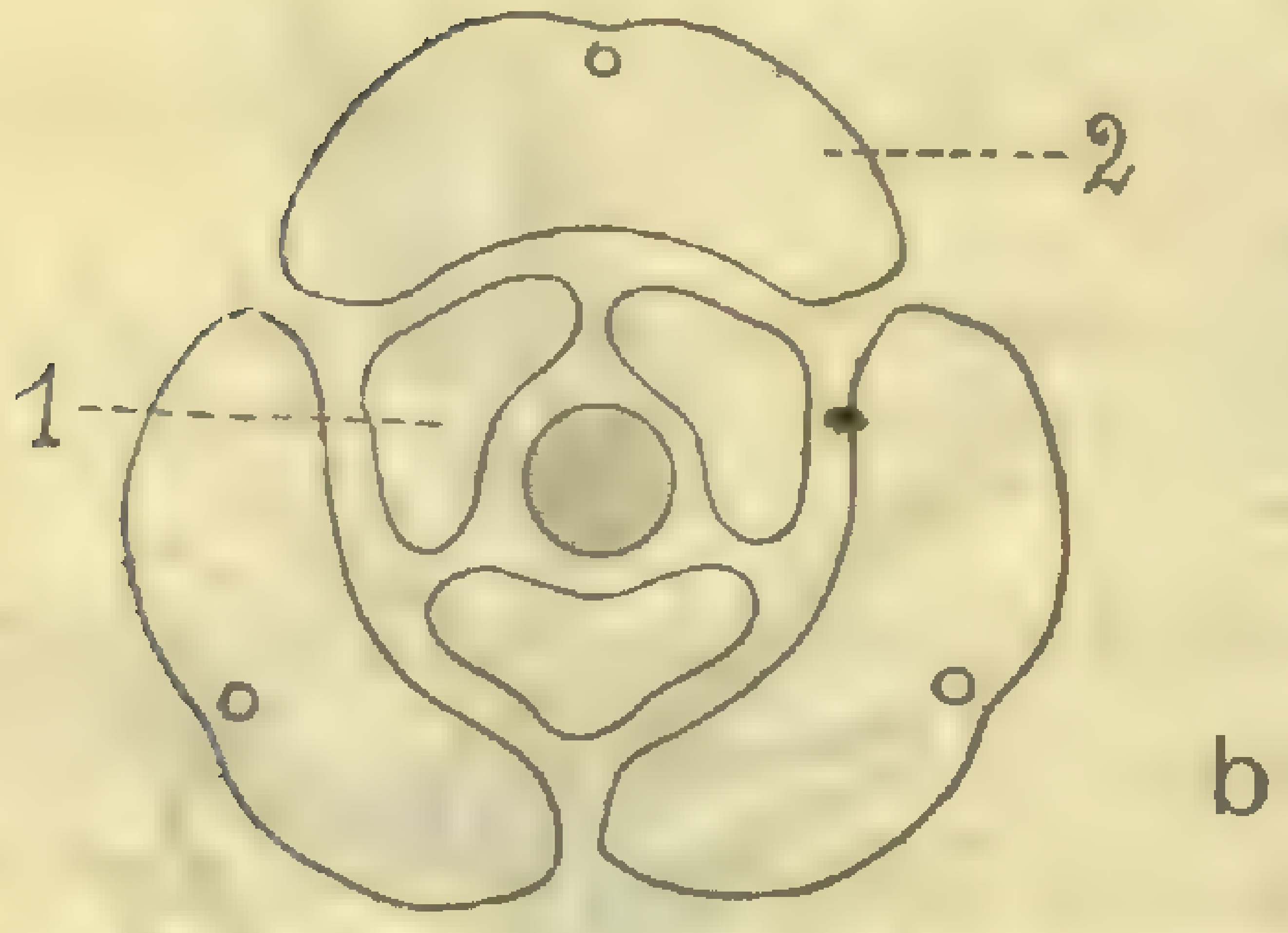
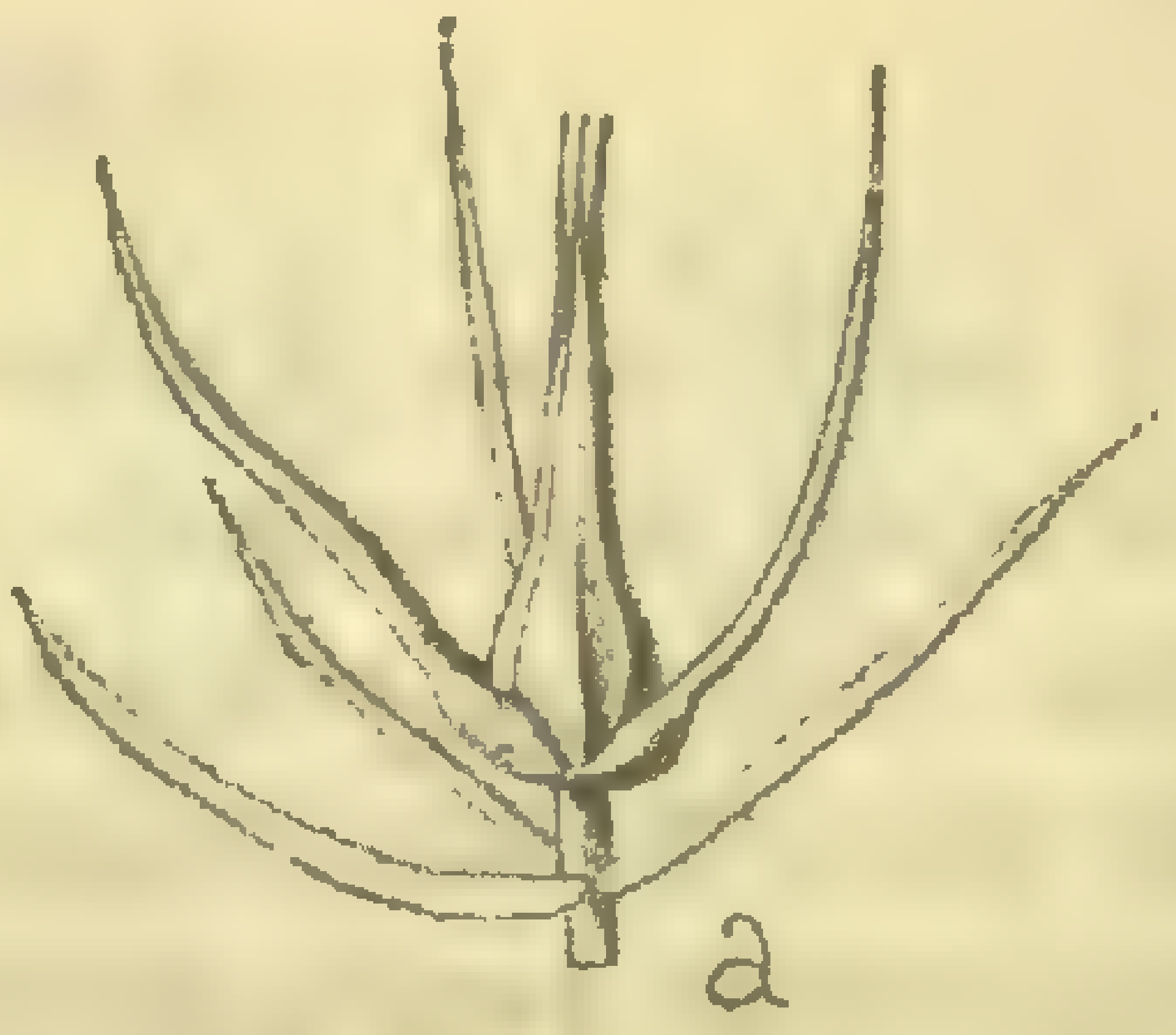


Fig. 43 (*a*). — Aspect de la diptérocécidie courte du *Juniperus Oxycedrus* (d'ap. nat.).

Fig. 44 (*b*). — Diagramme de la cécidie.



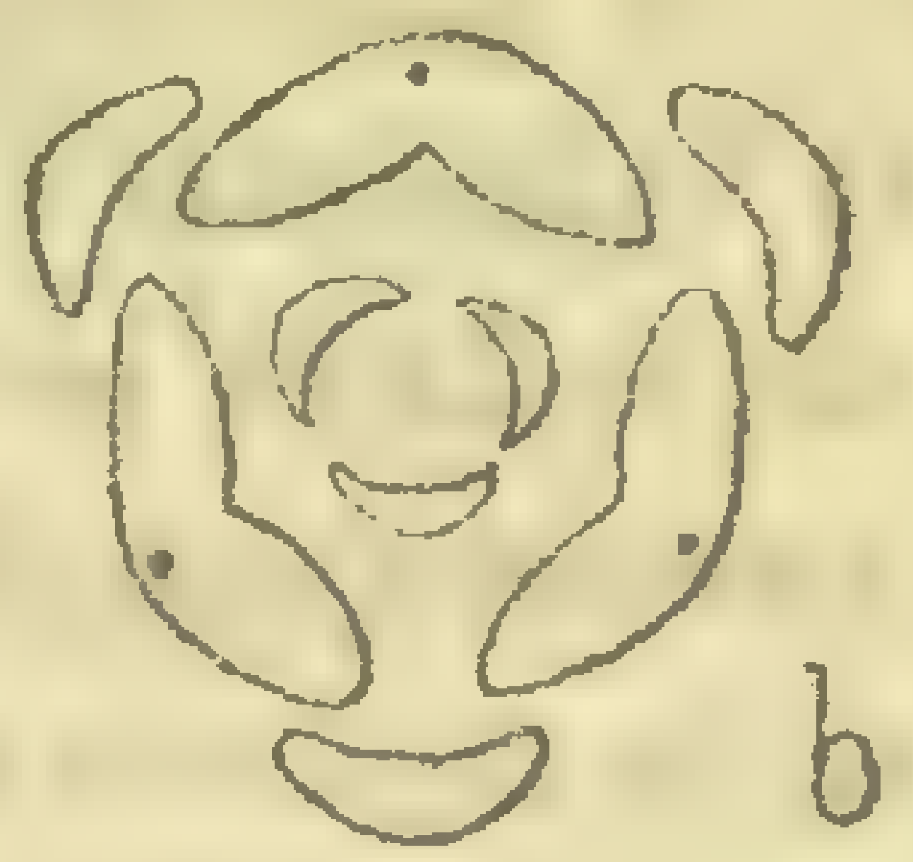


Fig. 45 (*a*). — Aspect de la diptérocécidie longue du *Juniperus Oxycedrus* (d'ap. nat.).

Fig. 46 (*b*). — Diagramme de la cécidie.

Cette cécidie présente beaucoup de ressemblance avec celle que l'*O. Panteli* produit dans nos climats sur le Genévrier commun, mais elle possède des dimensions plus grandes. Trotter (2) rapporte aussi avec doute à ce parasite une galle de taille assez forte qu'il a recueillie sur le *J. Oxycedrus*, en Asie-Mineure, près de Mudania, et sur le Mont-Olympe près de Brousse.

---

(1) C. Houard : *Zoocécidies recueillies en Algérie* (Paris, C.-R. ass. franç. avanc. sci., p. 704, n° 33 ; galle signalée par erreur sur *J. communis*).

(2) A. Trotter : Nuovo Giorn. bot. ital., Firenze, (2), t. 10, 1903, p. 28, n° 54.

Anatomie : Les caractères histologiques des aiguilles atrophiées du *verticille interne* qui entoure directement la larve sont les mêmes que pour les pièces correspondantes des galles vues plus haut. L'arrêt de développement et de différenciation qui résulte du contact du parasite se traduit encore par les dimensions extrêmement réduites du faisceau libéro-ligneux, de ses ailes aréolées qui peuvent même disparaître et par l'abondance des éléments lignifiés du parenchyme ; le diamètre du canal sécréteur ne varie pas.

Les grandes dimensions en largeur et en épaisseur acquises par les feuilles du *second verticille* de la cécidie du sud de la France tiennent surtout à la multiplication et à l'hypertrophie des cellules du parenchyme : ces dernières deviennent, en effet, irrégulières et s'isolent par de grands méats. Les épidermes suivent le développement des cellules assimilatrices en augmentant le nombre de leurs éléments qui deviennent courts et polygonaux ; la face supérieure présente d'abondants stomates disposés en séries longitudinales irrégulières (dix ou douze files de chaque côté de la ligne médiane de l'aiguille au lieu de cinq ou six).

L'hypertrophie de la région assimilatrice du limbe entraîne une bien faible modification dans les dimensions du faisceau libéro-ligneux proprement dit, mais par contre le tissu aréolé se développe quelque peu (fig. 34, M_t) et double environ le nombre de ses cellules ponctuées ; de même le canal sécréteur anormal comparé au même organe sain possède un diamètre deux fois plus grand (voir les figures 32 et 34). En somme, tous ces organes parasités accroissent leurs dimensions dans le rapport de deux à un au maximum tandis que l'épaisseur du limbe atteint le triple de ce qu'elle est d'ordinaire.

L'appareil de soutien de l'aiguille anormale se développe assez peu ; les fibres hypodermiques augmentent leur diamètre et présentent une grande cavité, mais elles restent irrégulières et ne se lignifient pas en général. C'est seulement quand la cécidie est âgée et devenue brunâtre que l'on trouve d'abondantes fibres dans la région du parenchyme située au-dessus de la nervure médiane.

Pour les deux formes de galles que j'ai recueillies en Algérie, c'est-à-dire beaucoup plus au sud et dans une région encore plus chaude que la vallée de la Cèze, l'hypertrophie des feuilles du verticille externe est due surtout aux cellules du parenchyme : celles-ci deviennent, en effet, très grosses, mais elles ne se différencient pas et ne contiennent que de rares grains de chlorophylle. Aussi, les stomates sont-ils à peu près absents à la face supérieure du limbe. Il en résulte encore que le faisceau libéro-ligneux ne se modifie presque pas : ses vaisseaux n'augmentent point en nombre, mais seulement en diamètre, et perdent leur alignement radial ; les ailes vasculaires se réduisent à trois ou quatre grosses cellules aréolées (fig. 36, N_1) ; le canal sécréteur diminue ses dimensions normales. En somme, les appareils d'assimilation et de sécrétion ont une tendance marquée à se réduire.

Quant à l'appareil de soutien il se développe mal : l'hypoderme anormal comprend de grandes cellules à parois sinueuses et non lignifiées ; les fibres péricycliques, abondantes dans les feuilles saines, deviennent très irrégulières et leurs parois restent minces.

En résumé, l'étude histologique des deux formes de galles présentées par le *Juniperus Oxycedrus* (cécidie de la Cèze et cécidie de Saïda) nous montre les faits suivants : Dans le climat assez tempéré du midi de la France, le tissu chlorophyllien des aiguilles anormales, les stomates, les ailes vasculaires et le canal sécréteur (c'est-à-dire tout l'appareil d'assimilation et de sécrétion) augmentent leurs dimensions ; par contre l'appareil de soutien diminue. Plus au sud en Algérie, les galles sont soumises à un climat sec et à une haute température : obligées de se protéger de façon efficace, les feuilles présentent des stomates rares, un tissu parenchymateux peu différencié et pauvre en chlorophylle, un faisceau qui ne se développe pas et un canal sécréteur qui réduit son diamètre malgré la grande hypertrophie de tous les tissus corticaux environnants ; enfin, l'appareil de soutien inutile diminue de plus en plus. Il y a, somme toute, accentuation des caractères sahariens que présentent déjà les feuilles normales du Genévrier Oxycèdre afin de résister à la dessiccation.

JUNIPERUS PHŒNICEA L.

En 1855, Frauenfeld (1) avait observé en Dalmatie sur le *J. phœnicea* une petite galle conique (zapfenrose) analogue à celle du Genévrier commun.

Thomas (2) a signalé en 1892, sur un échantillon de la même plante conservé dans l'herbier du professeur Hausknecht et recueilli près de Delna (Dalmatie) par P. Taubert, une petite galle fusiforme de 12 millimètres de longueur sur 5 millimètres d'épaisseur. Cette cécidie ne semblait pas complètement développée et était constituée par des feuilles transformées en larges écailles très fortement comprimées les unes contre les autres.

Enfin, le même herbier contenait, toujours d'après Thomas, un échantillon de *J. phœnicea* var. *prostata* de la Sierra Nevada parsemé de minimes galles, pour la plupart écloses et entr'ouvertes. Ces cécidies ont de 4 à 6 millimètres de diamètre ; elles sont isodiamétriques ou un peu plus épaisses que longues et possèdent des feuilles brunes, larges, faiblement carénées.

JUNIPERUS SABINA L.

Trois diptérocécidies déforment l'extrémité des pousses du Genévrier Sabine.

1° *Cécidie produite par une larve de Cécidomyide.* — Cette jolie petite cécidie est ovoïde et mesure de 3 à 5 millimètres de hauteur sur presque autant en largeur. Elle est brusquement rétrécie à la base (fig. 29, K) et comprend quatre grosses aiguilles hypertrophiées, très élargies, obtuses au sommet, ainsi que d'autres aiguilles plus internes et plus courtes qui délimitent la loge larvaire.

La cécidie jeune est d'un jaune verdâtre ; elle devient brune quand elle est abandonnée par la larve : les feuilles qui la composent s'écartent alors les unes des autres et tombent.

Thomas (3) a recueilli cette cécidie pour la première fois en 1880 près de Zermatt et plus tard en 1888 dans diverses localités de Cogne (Piémont) à une altitude de 1.480 mètres et 2.212 mètres. Ce sont des échantillons provenant de cette dernière localité et mis gracieusement à ma disposition par le célèbre professeur d'Ohrdruf qui qui ont été étudiés.

---

(1) G. Frauenfeld : *Beitrag zur Insectengeschichte* (Wien. Verh. z. b. Ges., t. 5, 1855, p. 21).

(2) F. Thomas : Wien. Verh. z. b. Ges., t. 42, 1892, p. 374.

(3) F. Thomas : Wien. Verh. z. b. Ges., t. 42, 1892, p. 373, n° 13, fig. 6, pl. VII, 11, 12.

Anatomie : Les caractères histologiques présentés par une feuille externe de la cécidie sont très intéressants. La coupe transversale de la région médiane est fortement concave à la face supérieure, bombée au contraire sur l'autre face où elle présente en son milieu un sillon profond qui sépare presque complètement le limbe en deux moitiés symétriques.

Le grand accroissement en largeur de ce limbe est dû à ce fait que le faisceau libéro-ligneux s'étale beaucoup et possède à droite et à gauche deux longues ailes vasculaires très aplaties (fig. 30, K_1), environ trois fois aussi développées qu'à l'ordinaire (comparer les figures 28 et 30, H_1 et K_1). Ces ailes comprennent une seule assise de grandes cellules aréolées enveloppées par les cellules endodermiques qui se sont agrandies pour suivre l'accroissement en largeur du cylindre central.

Le même phénomène d'hypertrophie se reproduit dans le parenchyme des deux régions latérales du limbe : les cellules de ce parenchyme subissent un allongement démesuré; les méats qui les séparent les unes des autres deviennent énormes pendant qu'elles-mêmes s'étirent en forme de tibias ; elles arrivent parfois à constituer de longues files reliant la région médiane du limbe à l'épiderme inférieur. Toutes ces cellules sont remplies de protoplasma finement granuleux. Quant à l'épiderme, qui doit suivre l'accroissement en volume du parenchyme lacuneux, il multiplie ses cellules avec activité, leur conserve des parois minces et écarte les cellules hypodermiques. Ces dernières constituent de place en place des amas irréguliers.

La région médiane du limbe parasité ne suit pas l'hypertrophie du reste de la feuille et peut même acquérir des dimensions plus faibles que dans le cas normal ; elle donne alors naissance au sillon profond visible sur la face externe. Le canal sécréteur seul est assez développé et atteint presque 100 μ de diamètre ; il est parfois remplacé par trois canaux, un médian assez petit et deux latéraux, de diamètre supérieur.

Enfin, au-dessus de la nervure médiane, les cellules du parenchyme cortical s'allongent en direction radiale sous l'influence de l'action parasitaire, puis se cloisonnent transversalement et il n'est pas rare de rencontrer dans chacune d'elles jusqu'à trois cloisons parallèles à la surface de l'épiderme supérieur. C'est la réduction en épaisseur du faisceau libéro-ligneux qui permet aux cellules corticales supérieures et au canal sécréteur de subir une hypertrophie très accusée malgré la diminution de l'épaisseur totale de la région médiane du limbe.

2° *Cécidie produite par la larve de l'Oligotrophus Sabinæ.* — Cette petite galle est d'un vert jaunâtre quand elle est fraîche et mesure environ 13 millimètres de longueur sur 4 ou 5 millimètres d'épaisseur. Elle est constituée par trois à cinq paires d'aiguilles fortement grossies dont l'ensemble affecte la forme d'une pyramide quadrangulaire (G, fig. 25).

Les échantillons mis à ma disposition m'ont été gracieusement envoyés par M. Thomas qui les avait récoltés aux environs de Cogne, dans le Piémont, le 17 juillet 1888, à une altitude d'environ 2000 mètres. Cet Auteur a du reste donné en 1892 de très bonnes figures de la cécidie (1) dont le producteur a été décrit et nommé par Kieffer (2).

Anatomie. — La région médiane d'une aiguille très hypertrophiée se montre trois fois au moins aussi large que dans la feuille normale, mais elle conserve à peu près la même épaisseur. Son grand développement en largeur est dû surtout à la taille acquise par le cylindre central dont le faisceau libéro-ligneux s'étale : les vaisseaux du bois et les formations secondaires y sont abondantes ; le tissu aréolé des ailes vasculaires prend une extension colossale (G_1, fig. 26), supérieure de beaucoup à celle qui a été signalée plus haut pour la cécidie en bourgeon de la forme alpine du Genévrier commun. En effet, tandis que dans cette dernière cécidie la longueur du tissu aréolé de chaque aile égale environ trois fois le diamètre transversal de la nervure, dans la galle de la Sabine les dimensions de l'aile vasculaire atteignent facilement sept fois celles du faisceau libéro-ligneux.

---

(1) F. Thomas : Wien, Verh. z. b. Ges., t. 42, 1892, p. 373, n° 14, fig. 7, pl. VII, 11, 13.

(2) J. Kieffer : Miscell. Ent., Narbonne, t. 6, 1898, p. 18 ; Metz, Bull. soc. sci. nat. (2) t. 8, 1898, p. 23. — C. Kertész : *Catalogus dipterorum*, t. 2, 1902, p. 75.

Il est intéressant ici encore, dans les deux cécidies de la Sabine récoltées à de hautes altitudes, d'interpréter la grande hypertrophie présentée par le tissu aréolé des feuilles parasitées comme étant le résultat de l'accentuation d'un caractère alpin.

3° *Cécidie produite par une larve de Cécidomyide.* — Kieffer la décrit ainsi : Galle ellipsoïdale à paroi très mince, haute de 3 à 4 millimètres et large de 1,5 à 2 millimètres, terminée par une minime pointe oblique, en dessous de laquelle se trouve le trou de sortie (Pantel).

CONCLUSIONS.

En résumé, l'étude des diptérocécidies des Genévriers est fort intéressante parce qu'elle nous a permis de constater les faits suivants concernant la *forme* des galles, la *réaction des tissus végétaux* à l'action parasitaire et l'*accentuation des caractères alpins ou sahariens* :

1° *Sous l'influence de la larve de diptère située au voisinage du point végétatif d'un jeune rameau, arrêt de croissance dans les entre-nœuds supérieurs et production d'un amas terminal serré de feuilles courtes, hypertrophiées ; l'action cécidogène se faisant sentir avec la même intensité dans toutes les directions,* l'acrocécidie *formée présente un* axe de symétrie (*diagramme*) ;

2° *Arrêt dans le développement et dans la différenciation, accompagné d'une abondante lignification, des tissus du verticille supérieur dont les feuilles sont en contact direct avec la larve ;*

3° *Phénomènes d'hypertrophie et d'hyperplasie atteignant leur maximum d'intensité dans les feuilles plus éloignées du parasite, appartenant au second ou au troisième verticille déformé ;*

4° *Modification du diamètre des canaux sécréteurs des feuilles ;*

5° *Accentuation des* caractères alpins *dans les galles des Genévriers croissant à de hautes altitudes* (J. nana *et* J. Sabina) : *grand développement de l'appareil d'assimilation, principalement du tissu aréolé, augmentation de l'épaisseur du limbe et renforcement des tissus de soutien ;*

6° *Accentuation des* caractères sahariens *dans les galles du* J. Oxycedrus : *faible différenciation du parenchyme, absence de stomates, faisceau vasculaire et tissu aréolé peu développés, appareil de soutien réduit.*

Laboratoire de Botanique de l'Université de Paris, le 10 janvier 1905.

ÉTUDES

SUR LES

MYCORHIZES ENDOTROPHES

par **I. GALLAUD** (*Suite*).

(Planches I à IV).

---

§ 3. — Les arbuscules

Les organes que j'ai désignés sous le nom d'*arbuscules* existent dans la plupart des endophytes que j'ai examinés. Tantôt ils y ont un grand développement, et une durée assez longue, tantôt au contraire ils n'ont qu'une existence très éphémère et se transforment rapidement en sporangioles comme je le montrerai bientôt. Les corps de dégénérescence des Orchidées ne sont même probablement que des transformations d'arbuscules. L'arbuscule est donc un organe universellement présent dans les endophytes et par suite bien caractéristique de ces champignons. Il est d'autant plus étonnant qu'il ait échappé à l'attention des auteurs qui ont étudié les mycorhizes endotrophes et qu'aucun d'eux ne les ait signalés. Schlicht (88), Janse (97) et quelques autres décrivent assez souvent des cellules où les filaments sont très ramifiés et enchevêtrés, mais ils n'y attachent aucune importance.

A la vérité, ces organes singuliers bien que présents dans un très grand nombre de plantes et en très grande abondance ne sont nettement visibles que si on prend quelques précautions. Sur le frais, sans fixation et sans colorants, les arbuscules, par suite de l'enchevêtrement des hyphes très fines, se présentent comme une masse indistincte, granuleuse, à contours peu nets. Très rapidement à cause de la ténuité des filaments, le tout s'altère et présente l'aspect floconneux que nous retrouvons dans beaucoup de sporangioles.

Il faut donc fixer les racines à étudier, et les fixer sur place au moment de la récolte. Encore tous les liquides fixateurs ne conviennent-ils pas également. Ceux qui pénètrent lentement et plasmolysent le protoplasme avant de le coaguler sont à rejeter car la variation brusque de pression intérieure dans le protoplasma des cellules infestées fait crever les branches les plus fines de l'arbuscule et se répandre dans la cellule le contenu des hyphes rompues. Le liquide de Flemming donne de bonnes fixations mais colore trop fortement en noir les granules de substances grasses contenues dans les arbuscules. Les fixateurs qui m'ont donné les meilleurs résultats sont le picroformol et l'alcool à 95° agissant sur de minces racines ou encore sur des coupes fines faites rapidement dans une racine fraîche. J'ai obtenu également de belles préparations en mettant directement dans l'acide lactique saturé de bleu coton des coupes faites sur des racines fraîches. En règle générale, il faut faire des coupes très fines sans quoi l'enchevêtrement des hyphes toujours très compliqué et leur superposition empêchent de voir nettement leur structure.

Nous avons déjà vu par l'étude rapide de la distribution des champignons faite dans le premier chapitre que les arbuscules peuvent être de plusieurs sortes. Les plus simples se trouvent dans les mycorhizes du type *Arum* (Pl. IV, fig. 41, 45, 46, 47).

Dans ces champignons une branche latérale se détache des filaments jusque là intercellulaires et allongés dans les méats et pénètre aussitôt à l'intérieur de la cellule contiguë. Ce filament se divise parfois sans suivre aucune loi, parcourt la cellule, puis les différentes branches formées gagnent les cellules voisines. Il n'y a jamais plus de 2 à 3 cellules ainsi occupées successivement. Mais le plus souvent dès la première cellule envahie le filament pénétrant donne quelques branches secondaires irrégulières et celles-ci se résolvent bientôt brusquement par des dichotomies régulières et répétées à de très courts intervalles en un petit arbuscule touffu. Chaque branche se termine ainsi par une touffe buissonnante *qui marque la fin de son développement*. Tous les petits arbuscules sont donc terminaux. Il peut y en avoir plusieurs dans la même cellule si le filament pénétrant a donné plusieurs branches ou si plusieurs filaments ont pénétré dans la même cellule. Finalement toutes les hyphes provenant d'un même point de pénétration, sauf celles qui se sont renflées en vésicules terminales ou celles qui poursuivent encore leur croissance, se terminent ainsi dans l'intérieur de la plante hôte par un arbuscule. J'ai appelé *arbuscules simples* ces arbuscules terminaux. On les rencontre sous leur forme la plus nette dans les *Arum*, où ils subsistent sans grande altération pendant toute la vie de la racine, et dans les endophytes de la même série. Ils se trouvent également dans l'endophyte du *Tamus* (Pl. II, fig. 26) que j'ai rangé dans le type Orchidée.

Une forme plus complexe d'arbuscules est celle qui se produit sur les endophytes du type *Paris* toujours intracellulaires. Là les arbuscules ne sont plus terminaux et ne marquent pas la fin du développement de l'hyphe qui les porte. Au contraire, l'hyphe principale qui parcourt une cellule en y formant des tortils serrés, donne de nombreuses petites branches latérales qui se résolvent en branches de plus en plus fines qui s'emmêlent dans les boucles déjà formées ; l'hyphe principale, dont l'extrémité ne donne pas de touffes rameuses, gagne une nouvelle cellule où elle recommence à former des arbuscules nouveaux. Souvent aussi, au sortir d'une cellule à arbuscules, les hyphes donnent uniquement des pelotons enroulés ou même des vésicules. Très nombreux dans une même cellule sont les arbuscules latéraux formés ainsi et l'enchevêtrement des touffes rameuses et des hyphes forme un tout où il est impossible de rattacher chaque arbuscule à la branche dont il provient. Ajoutons, qu'à côté d'arbuscules sains, beaucoup sont en voie d'altération et se transforment en sporangioles. C'est cet ensemble complexe d'arbuscules, de sporangioles et d'hyphes, que j'ai désigné sous le nom d'*arbuscules composés*. L'un d'eux, relativement peu compliqué a été dessiné à une forte échelle, Pl. IV, fig. 42. On rencontre des arbuscules composés dans tous les représentants du type *Paris*, où les endophytes sont uniquement intracellulaires. Parmi les endophytes du type *Arum*, on les trouve également chez ceux qui font le passage au type *Paris*, c'est-à-dire dans les *Ranunculus*. Ce sont évidemment ces arbuscules composés que Schlicht appelle « ein Gewirr von Pilzfäden », dans le *Ranunculus acris*.

La *distribution des arbuscules* dans les racines présente un grand intérêt. Les arbuscules simples ne sont jamais localisés dans des assises déterminées. On en trouve partout où un filament mycélien termine sa croissance et comme toutes les branches à partir du point de pénétration ne prennent pas un égal développement, on rencontre des arbuscules à toutes les profondeurs dans le parenchyme cortical. Dans le *Ruscus*, dans beaucoup d'Ails, il m'est arrivé d'en trouver sous l'assise subéreuse. Mais en fait, à cause même de leur mode de formation, c'est toujours dans les couches infestées le plus profondément qu'ils sont les plus abondants.

Parmi les arbuscules composés, certains de ceux qui appartiennent au type *Paris* n'ont aucune répartition déterminée. Ils peuvent se rencontrer dans toutes les assises du parenchyme de l'écorce et dans la même assise alterner de façon irrégulière avec des pelotons d'hyphes sans arbuscules. Nous en avons vu des exemples dans le *Sequoia*. On en trouve également dans les *Viola*.

Toutefois dans la plupart des représentants de la série du *Paris*, les arbuscules sont toujours placés dans la même assise de l'écorce qu'ils occupent à l'exclusion de presque tous les autres organes de l'endophyte.

Ces assises privilégiées sont toujours les plus internes que puisse atteindre le champignon sans rencontrer d'obstacle physique qui arrête son développement, c'est-à-dire une rangée de cellules qu'il ne puisse traverser. Cette assise-limite est très souvent l'endoderme dans les petites racines où généralement l'écorce entière est formée de parenchyme mou. C'est le cas pour tous les *Ranunculus* étudiés, la Ficaire, l'Anémone, le *Parnassia*. Dans le *Paris*, la Colchique, c'est la présence d'assises épaissies qui empêche l'endophyte de s'enfoncer trop avant et de venir former ses arbuscules composés contre l'endoderme.

Au point de vue *anatomique*, il n'y a pas de différence essentielle entre les arbuscules simples et les arbuscules composés sauf celle qui résulte pour ces derniers de leur enchevêtrement les uns dans les autres et avec les tortils filamenteux sur lesquels ils prennent naissance. Ils sont formés comme je l'ai dit par dichotomies régulières très fréquemment répétées à de courts intervalles. A chaque division le diamètre diminue ; aussi très rapidement il atteint des dimensions très faibles. D'une façon générale cependant dans les arbuscules composés la largeur des plus petites branches ne descend pas au dessous de 1 μ, tandis que dans les arbuscules simples les dichotomies plus serrées et plus nombreuses amènent le diamètre des derniers rameaux à n'être plus qu'un 1/2 μ. Dans certains cas même, les plus forts grossissements ne permettent pas, avec les meilleurs objectifs à immersion, de suivre jusqu'au bout le détail des dernières ramifications qui se traduisent simplement à l'œil sous forme d'une masse colorée nuageuse.

Les branches des arbuscules non altérés (et nous verrons qu'il y en a fort peu dans ce cas) ont en gros la *structure cytologique* des filaments très jeunes. Leur membrane est très mince, nullement cutinisée ; aussi elle ne fixe pas les colorants des noyaux et on peut étudier assez facilement le contenu des hyphes, au moins dans les branches qui ne sont pas devenues trop étroites. En revanche la membrane fixe d'une façon particulièrement énergique le bleu coton, ce qui indique que la callose doit jouer un rôle prépondérant dans sa constitution chimique.

Dans l'intérieur du tube mycélien le cytoplasme est abondant, très dense et rempli de granulations qui fixent le bleu coton de façon intense. De place en place se voient encore des noyaux et, dans les branches ayant encore 2 μ d'épaisseur, on peut distinguer leur structure ; on aperçoit sur les coupes fixées au Flemming et colorées à l'hématoxyline ferrique un nucléole net, une zone claire de nucléoplasme et parfois une membrane nucléaire. Dans les branches ayant moins de 1 μ on voit aussi de nombreux granules colorés mais il est difficile d'y reconnaître la structure des noyaux et on ne saurait se prononcer sur leur nature. En tous cas tous ne sont certainement pas des noyaux car dans certaines branches ils existent en très grande quantité les uns à côté des autres et dans ce cas prennent après fixation au Flemming une coloration brune accentuée, indice de l'abondance des matières huileuses.

L'ensemble de l'arbuscule a ses rameaux intriqués dans le protoplasme de la cellule-hôte. Le noyau cellulaire, lui-même est quelquefois englobé dans l'arbuscule, mais, je n'ai jamais vu un des filaments de celui-ci le pénétrer. Il est d'ailleurs très souvent séparé de l'arbuscule.

Quel peut être le rôle de ces organes si délicats ? Il saute aux yeux que si des échanges se produisent entre le champignon et son hôte c'est par les arbuscules qu'ils se font. Les filaments mycéliens sont presque partout cutinisés de très bonne heure et leur membrane épaissie doit laisser peu de passage aux éléments nutritifs dans un sens ou dans l'autre. Les hyphes à parois minces, non différenciées, sont rares, uniquement placées aux extrémités, aux points d'allongement du mycélium soit dans les méats, soit dans le pelotons les plus récemment formés. En tenant compte de tous ces points qui peuvent être le siège d'échanges on voit qu'ils sont en somme peu nombreux ou bien logés en des endroits comme les méats, où ils n'ont aucun contact direct avec le protoplasme cellulaire.

Au contraire les arbuscules, qui sont toujours de formation récente, ont des parois très minces, jamais durcies. Leur volume global est bien supérieur à celui des filaments réunis et leur surface d'échanges, grâce à la multiplication énorme des branches, est incomparablement plus grande que celle des filaments. De plus les arbuscules sont toujours intracellulaires, immergés au milieu du protoplasme, en contact intime avec lui, avec les liquides qui l'imprègnent ou les matériaux de réserve qu'il renferme. Les nombreuses ramifications d'un arbuscule vont se mettre en rapport étroit avec tous les points de la cellule et vivent pour ainsi dire de sa vie. Il n'est guère d'exemples d'êtres vivants associés où le contact soit plus intime et poussé à un degré aussi élevé. On ne saurait leur comparer à ce point de vue que les bactéries vivant à l'intérieur des cellules animales.

Tout montre donc que *les arbuscules sont des organes d'échanges*. Mais on peut aller plus loin et se demander dans quel sens ils se font.

Il me semble que ce ne peut être qu'au profit du champignon et qu'il faut considérer les arbuscules comme de *véritables suçoirs* destinés à absorber des matériaux nutritifs dans la cellule-hôte.

Ce qui justifie cette hypothèse, c'est en premier lieu la forme même des arbuscules. Si la plante prenait au champignon des éléments nutritifs on ne s'expliquerait pas qu'il se prête à cet emprunt en multipliant ses rameaux et sa surface tandis que dans le cas contraire on comprend que le champignon modifie sa structure pour s'adapter à un mode de vie qui lui est profitable.

La répartition des arbuscules est aussi très instructive à ce point de vue. Ils existent en effet surtout dans les cellules les plus profondes que le champignon puisse atteindre. A la vérité, dans le cas des mycorhizes du type *Arum* il peut s'en former dans toutes les cellules du parenchyme car elles renferment toutes des éléments nutritifs, mais ils sont surtout abondants dans les cellules profondes, dans celles qui, étant plus rapprochées du cylindre central, reçoivent en plus grande abondance les éléments nutritifs élaborés dans les feuilles et dans la tige. Le fait est encore plus net dans les endophytes du type *Paris*. Les arbuscules se forment toujours dans les mêmes couches, dans celles qui précèdent immédiatement l'endoderme, ou si le champignon ne peut les atteindre, dans celles qui en sont le plus rapprochées. C'est sans doute dans cette nécessité d'ordre physiologique qu'il faut voir la raison de la localisation étroite des arbuscules de cette catégorie de mycorhizes.

Ces déterminants d'ordre anatomique et physiologique font aussi sentir leur influence sur le *développement en étendue* du champignon. Dans les mycorhizes du type *Arum* à arbuscules simples nous avons vu que la production d'un arbuscule arrête la croissance du filament qui l'a formé. De la sorte le champignon ne peut s'étendre que lentement et n'atteint pas les cellules voisines du cylindre central qui sont les mieux nourries. Aussi le développement du champignon est relativement fort restreint. Il occupe des parties de la racine limitées au voisinage immédiat du point de pénétration et dans ces places infestées un nombre très faible de cellules sont envahies. Ce n'est que dans le cas très rare où les points de pénétration sont très rapprochés que l'endophyte est abondant.

Au contraire dans les mycorhizes à arbuscules composés, dont la production n'arrête pas l'extension du mycélium, celui-ci gagne rapidement le voisigage de l'endoderme ; dès lors on voit le champignon prendre un grand développement. Toutes les cellules sans exception sont infestées et il se forme tout autour de l'endoderme une gaine mycélienne continue, composée surtout d'arbuscules. Elle est particulièrement nette dans les Renoncules, l'Anémone, la Ficaire étudiées au chapitre précédent. Or dans ces plantes, les points de pénétration sont rares et il faut bien attribuer la puissance de croissance des endophytes au grand pouvoir absorbant des arbuscules et à leur situation privilégiée au voisinage du cylindre central. Les fig. 27 et 31 de la Pl. III font nettement ressortir ces différences de développement des deux types d'endophytes.

Toutes ces raisons de morphologie, d'anatomie comparée et de physiologie viennent donc confirmer l'hypothèse que *les arbuscules sont de véritables suçoirs* et que c'est par leur intermédiaire que les champignons empruntent à la plante des matériaux nutritifs. On s'explique ainsi le grand développement que peuvent prendre les endophytes dans certaines racines et surtout la grande rapidité de ce développement. Nous avons vu en effet dans le chapitre I^{er} que nombre de plantes ont leurs racines envahies dès qu'elles apparaissent et que la marche de l'infection va de pair avec l'accroissement des racines qui souvent est très rapide.

Il faut toutefois remarquer que si *les arbuscules* sont des suçoirs, ils *sont d'une nature tout à fait particulière*. A ma connaissance de semblables arbuscules-suçoirs n'ont jamais été signalés dans aucun groupe de champignons. Les organes connus qui s'en rapprochent le plus sont les crampons des Mucorinées qui, outre leur rôle de fixation, ont aussi un rôle d'absorption mais ils ne sont comparables aux arbuscules ni comme importance, ni comme mode de formation.

Beaucoup de champignons parasites ont de véritables suçoirs pénétrant dans l'intérieur des cellules mais on ne saurait les comparer à ceux des mycorhizes. Sappin-Trouffy (93) a montré leur abondance dans les Urédinées mais ce sont de simples digitations très courtes issues des filaments intercellulaires et perçant la paroi de la cellule attaquée sans envahir autrement le protoplasme. P. Magnus (97) dans d'*Æcidium magellanicum* en a vu de deux sortes : certains sont boudinés et courts, non ramifiés, d'autres sont ramifiés et forment des pelotons que Magnus compare aux pelotons des endophytes. Mais il ne semble pas qu'ils soient aussi compliqués que les véritables arbuscules. Les suçoirs des Péronosporées étudiés avec beaucoup de soin par Mangin (95) sont tantôt réduits à de simples boutons, tantôt portent quelques branches ramifiées qui se répandent dans la cellule. Ils sont constamment enveloppés dans une gaine de cellulose pure qui se raccorde à la paroi des cellules envahies. Ces suçoirs bien que plongés dans la masse vivante de la cellule ne sont donc pas en contact intime avec elle comme les arbuscules et ne peuvent leur être comparés.

Les arbuscules-suçoirs sont donc des organes tout à fait à part et par suite très caractéristiques des endophytes puisqu'on les rencontre uniquement parmi les mycorhizes endotrophes. Ce sont eux qui jouent le principal rôle dans la vie du champignon et ils en constituent la partie fondamentale.

§ 4. — Les sporangioles. — Transformation des arbuscules

Les sporangioles dont j'ai déjà donné une rapide description à propos du *Ruscus aculeatus*, ont déjà été étudiées avec soin par Janse (97) et par Petri (03). Le premier de ces auteurs a montré leur grande généralité dans les mycorhizes qui habitent l'humus de la forêt vierge. Sur les 68 plantes qu'il a étudiées, il n'a signalé leur absence que dans 7 d'entre elles. Pour ma part, je les ai rencontrés aussi dans presque toutes les mycorhizes de nos pays.

Janse les considère comme des organes normaux résultant de bourgeonnements latéraux des filaments intracellulaires. D'après lui ils sont pourvus d'une membrane dont la rupture met en liberté des « sphérules » renfermant elles-mêmes de fins « granules » qui se répandent dans la cellule. Il n'indique pas leur rôle possible et les rapproche seulement des « corps jaunes » des Orchidées.

Petri s'est attaché à l'étude des sporangioles du *Podocarpus*, auxquels ils donne le nom de *prosporoïdes*. Il les considère comme dépourvus de membrane et n'a pu reconnaître la présence des sphérules signalées par Janse. Il pense qu'ils ont pour origine des substances protéiques qu'une liquéfaction partielle des membranes de l'hyphe met en liberté. Les sucs digestifs des cellules hôtes transforment ces masses protéiques et les débris de membranes qui y adhèrent encore en une masse granuleuse d'où les éléments azotés disparaissent par digestion et où il ne reste que de la cellulose. Il justifie cette interprétation des faits en retirant des racines infestées un extrait glycérique qui digère les albuminoïdes. D'autre part, il obtient des organes analogues aux prosporoïdes et aussi aux « circirnules » de Guéguen (02) dans des cultures étouffées d'un *Thielaviopsis* qu'il a obtenu à partir de racines du même *Podocarpus*.

Pendant que Petri poursuivait ces recherches sur le *Podocarpus* j'étudiais aussi de mon côté les sporangioles qu'on rencontre en grande abondance dans la plupart des mycorhizes de nos pays. Je suis arrivé aux mêmes conclusions que lui relativement aux transformations qu'ils subissent du fait des cellules qui les renferment, mais je crois qu'ils ont une autre origine. Avant d'exposer cette question je ferai quelques remarques relatives à la morphologie et à l'anatomie comparée des sporangioles tels qu'on les observe dans les racines.

Janse a déjà décrit leurs particularités de forme, de taille, de groupement en grappe dans les mycorhizes tropicales. Comme ces particularités se retrouvent à peu près les mêmes dans les sporangioles des plantes de nos pays, je n'y reviendrai pas. Je ferai remarquer seulement que les sporangioles ne sont pas toujours comparables entre eux. On rencontre en effet des sporangioles qui sans présenter jamais une membrane différenciée ont cependant un contour très net et bien défini. Ils sont très réfringents et ont un aspect mamelonné (Pl. IV, fig. 45 et 46); ils restent bien isolés les uns des autres et, par la réunion des filaments plus ou moins ramifiés qui les portent, ils forment une grappe très-nette; ils prennent mal le bleu coton, mais dans les doubles colorations à la diamant-fuschine et au vert lumière, ils fixent fortement la fuschine. Par l'action de l'acide phosphorique iodé, ils prennent une légère teinte bleue, indice de la présence de cellulose.

D'autres, au contraire, ont une apparence floconneuse, sont difficiles à apercevoir et à délimiter d'une façon précise; ils sont peu réfringents et semblent formés de très fines granulations au milieu desquelles on aperçoit des corps figurés de plus grandes dimensions. L'ensemble prend assez bien le bleu coton, et dans les doubles colorations, fixe surtout le vert-lumière, tandis que les corps figurés prennent les colorants nucléiques; ces sporangioles ne renferment pas de cellulose. On les trouve disposés rarement par petites grappes, car souvent ils confluent entre eux et peuvent ainsi atteindre de grandes dimensions. Toutefois, les différentes parties de ces masses, d'aspect nuageux, restent toujours en relation avec les filaments qui les portent (Pl. IV, fig. 43). Ces derniers aussi bien pour les sporangioles nets que pour les sporangioles floconneux sont toujours vides, plissés et aplatis dans leur partie intracellulaire.

Les deux catégories que je viens de décrire correspondent d'ailleurs à des cas extrêmes et il existe entr'elles de nombreux intermédiaires qu'on rencontre non seulement dans la même mycorhize mais parfois dans la même cellule. Il n'est donc pas douteux qu'il s'agit des mêmes organes et qu'ils sont souvent en voie de transformation. Ce sont ces transformations que je vais étudier et je les prendrai à partir de leur origine.

Je n'ai jamais pu voir la naissance d'un sporangiole se faire par bourgeonnement latéral d'une hyphe, comme le décrit Janse, ou par sortie du contenu mycélien soit par diffusion au travers de la membrane, soit par suite de sa digestion, comme se le représente Petri. Il me semble au contraire que les sporangioles ne naissent pas directement en un point d'une hyphe, mais qu'ils *proviennent toujours de la transformation d'un arbuscule digéré* plus ou moins complètement par le contenu cellulaire qui l'environne.

De nombreuses raisons rendent cette hypothèse très vraisemblable. C'est d'abord le fait que les sporangioles sont toujours intracellulaires comme les arbuscules. Si une hyphe pouvait donner un sporangiole en un point quelconque et dans un milieu quelconque (c'est ce que pense Petri, puisqu'il croit en avoir obtenu en culture artificielle) il s'en produirait certainement dans les méats où cependant on n'a jamais constaté leur présence.

De plus, les sporangioles sont toujours placés dans les cellules de la même façon que les arbuscules. S'il s'agit de mycorhizes ayant des arbuscules simples qui, on le sait, sont toujours terminaux, les sporangioles sont aussi fixés à l'extrémité d'hyphes ramifiées. S'il s'agit, au contraire, d'une mycorhize à arbuscules composés, les sporangioles qu'elle contient sont rattachées latéralement aux grosses hyphes qui parcourent la cellule. On pourrait donc distinguer les sporangioles en deux catégories, correspondant exactement aux deux catégories reconnues dans les arbuscules.

La *distribution des sporangioles* est aussi très probante. Dans les mycorhizes du type *Arum*, la répartition des arbuscules n'est pas nettement définie. Il en est de même des sporangioles dans les mycorhizes de la même série. Au contraire, dans les plantes du type *Paris* les sporangioles sont étroitement localisés dans les assises les plus profondément infestées à la place où seraient les arbuscules s'ils existaient.

Il est à remarquer que les mycorhizes où les sporangioles existent seuls sont très rares. Je n'ai trouvé uniquement des sporangioles que dans *Phalangium ramosum*, *Fragaria vesca*, *Pulmonaria officinalis*, *Stachys Betonica*, *Vincetoxicum officinalis*, *Parnassia palustris*, *Ophioglossum vulgatum*. Pour quelques-unes, je n'ai fait qu'un très petit nombre de coupes et je ne saurais affirmer qu'on ne puisse, en choisissant des matériaux jeunes, trouver des arbuscules à côté des sporangioles.

En tous cas, dans toutes les autres mycorhizes que j'ai étudiées, on constate la présence d'arbuscules et de sporangioles dans les racines d'une même espèce, et en des endroits exactement correspondants. Souvent les deux organes existent simultanément dans la même coupe et on peut alors s'assurer facilement de cette correspondance étroite. Il arrive même que des cellules voisines, que rien ne différencie autrement, ont, les unes des sporangioles, les autres des arbuscules. Parfois enfin, c'est la même cellule qui renferme les deux organes côte à côte dépendant de deux filaments différents ou du même filament comme le représente la fig. 45 de la Pl. IV. Enfin il arrive même que dans l'intérieur d'un arbuscule une branche d'une dichotomie porte le chevelu ordinaire des rameaux inaltérés tandis que tout ce qui dépend de la deuxième branche est transformé en un petit sporangiole. Les arbuscules intacts et les sporangioles ainsi formés sont souvent mélangés et sur les coupes fraîches il est impossible de distinguer les uns des autres. Mais par une double coloration à la diamant-fuschine et au vert-lumière on reconnaît facilement les sporangioles à leur couleur rouge foncé et les arbuscules à leur teinte vert pâle.

Le nombre relatif des sporangioles et des arbuscules dans une même racine est très variable, et autant qu'on peut en juger dans un champignon où toutes les ramifications homologues ne sont pas toujours de même âge, ce nombre dépend de l'âge des filaments qui les portent. Dans un endophyte jeune, ce sont les arbuscules qui dominent; au contraire, ils sont très-peu nombreux, et les sporangioles très abondants, s'il s'agit d'une même mycorhize récoltée tard dans la saison, à un moment où l'infection a été faite depuis longtemps et où le champignon a atteint tout son développement.

Cette particularité explique qu'on puisse trouver des racines où il n'existe que des sporangioles. J'en ai signalé quelques cas plus haut. Il est à remarquer que toutes ces plantes sont à racines persistantes, que l'endophyte peut y séjourner longtemps et, par conséquent, y atteindre facilement le stade de son évolution où les arbuscules sont transformés en sporangioles.

Toutes les raisons que je viens d'exposer concordent pour prouver que les sporangioles ne sont que des arbuscules transformés. L'étude même de ces transformations va confirmer cette hypothèse d'une façon plus parfaite encore. Un examen attentif des arbuscules nouvellement formés et des modifications qu'ils subissent à mesure qu'ils vieillissent m'a permis de m'assurer qu'*ils sont peu à peu digérés par la cellule* qui les contient, et que *les sporangioles ne sont que le résidu de cette digestion* plus ou moins avancée.

Cette notion de la digestion des champignons endophytes par les cellules de la plante n'est pas nouvelle. Les premiers auteurs qui ont étudié de très près les champignons endophytes ont été frappés de l'aspect de certaines de leurs parties et l'ont attribué à une destruction par digestion sans préciser davantage. Wahrlich (86) reconnaît que les corps jaunes des Orchidées résultent de la dégénérescence de pelotons d'hyphes. Frank admet qu'il y a digestion partielle des endophytes par les cellules de la plante. Janse (97) pense aussi que les sporangioles, d'abord normaux, sont bientôt détruits par résorption de leurs membranes. Les travaux récents de Magnus, de Shibata et de Petri ont mis hors de doute l'existence de ces phénomènes de digestion. Magnus (00) a pu distinguer dans les cellules infestées du *Neottia* les Pilzwirthzellen où les hyphes restent inaltérées et les Verdauungszellen où tout ou partie du peloton est transformé en « corps de dégénérescence ». Par l'étude cytologique très précise des racines infestées du *Podocarpus* et du *Psilotum*, Shibata (02) a pu montrer que le moment des altérations les plus accentuées des champignons endophytes correspond à une période de trouble dans la cellule-hôte, indiqué par les modifications de son protoplasma et surtout par la multiplication de ses noyaux ; aussitôt ces transformations produites et les champignons digérés, la cellule rentre de nouveau en repos. Shibata confirme ses observations cytologiques en extrayant des racines une enzyme protéolytique ; Petri (03) constate également des phénomènes de digestion dans les endophytes des *Podocarpus* et retire aussi de leurs mycorhizes une diastase digérant in vitro les substances albuminoïdes.

Il est facile de reconnaître sur les arbuscules les effets de ce pouvoir de digestion qu'ont les cellules des mycorhizes et de suivre pas à pas les progrès de leur transformation en sporangioles, car on trouve tous les intermédiaires dans la même coupe, souvent dans des cellules contiguës.

J'ai déjà décrit longuement l'aspect et la constitution d'un arbuscule vivant et encore fonctionnel. Il reste en général peu de temps à cet état et ce n'est que dans les racines jeunes, où l'infection est récente, qu'on le rencontre en abondance. Le premier indice d'altération est une modification du protoplasma intérieur qui devient vacuolaire. En même temps, les granulations augmentent de nombre et la turgescence diminue, car le filament porteur de l'arbuscule commence à s'affaisser et à se vider. A un stade avancé, les rameaux de l'arbuscule ne sont plus distincts par suite de la transformation des membranes arbusculaires en une sorte de mucus qui englobe et maintient réunies toutes les granulations de l'arbuscule. Cette facilité de destruction des membranes ne doit pas nous étonner, si on se rappelle qu'elles sont constituées pour une bonne partie de callose. Mangin (95) a montré avec quelle facilité la callose qui réunit les conidies des Péronosporées se détruit. On sait également que des ouvertures se font facilement chaque année dans le cal des tubes criblés libériens.

Le filament qui, à l'origine, portait l'arbuscule et dont la membrane renferme moins de callose n'est pas digéré et subsiste, mais vide et affaissé. Par coloration à la diamant-fuschine et au vert lumière, on constate que la masse englobée par le mucus prend uniformément le vert, tandis que subsistent à son intérieur des débris de noyaux plus ou moins attaqués qui se colorent fortement en rouge. A ce moment, l'arbuscule est devenu un sporangiole floconneux semblable à celui que j'ai décrit plus haut. (Pl. IV, fig. 43). Ses contours sont vagues et imprécis et si les masses nuageuses sont suffisamment rapprochées elles confluent entr'elles.

Mais l'action digestive de la cellule continue à se faire sentir. Les granulations internes disparaissent et aussi les dernières traces de noyaux. Chaque masse nuageuse diminue de volume et se contracte de plus en plus par suite de la digestion des substances assimilables qu'elle renfermait à l'origine. Il ne reste plus que les matières inassimilables pour la cellule-hôte, en particulier celles qui constituaient la membrane des arbuscules primitifs qui, après s'être gonflée et transformée en mucus, se durcit et se concrète. Le sporangiole, devenu homogène et très réfringent, prend des contours bien délimités ; acidophile au début où il fixait le vert-lumière, il est devenu basophile et se colore en rouge foncé par la diamant-fuschine.

A ce stade de transformation l'arbuscule est devenu un sporangiole à contours nets tel que je l'ai décrit plus haut. Ce n'est plus qu'une masse inerte, morte, rattachée au reste de l'endophyte par un filament vide, également mort et isolé d'ailleurs de la partie restée vivante par une cloison transversale de formation secondaire. Le sporangiole ne subira plus désormais de transformation sauf peut-être une imprégnation de cellulose sécrétée par la cellule de la plante.

Les phénomènes que je viens de décrire se rapportent à ce qui se passe dans un arbuscule simple. Dans les arbuscules composés, les transformations sont les mêmes, mais les apparences sont plus compliquées. Une partie plus ou moins considérable des hyphes auxquelles sont fixés les petits arbuscules est aussi attaquée. La membrane de ces hyphes subsiste, de même que le filament intracellulaire des arbuscules simples, mais ces hyphes sont mortes et vides. Elles s'affaissent, se plissent et sont plus ou moins englobées dans la substance molle résultant de la diffluence des membranes arbusculaires. Le tout forme une masse indistincte que beaucoup d'observateurs signalent et représentent, et qu'ils désignent sous le nom de « masses granuleuses » et de « Klumpen ».

Ces phénomènes de digestion des champignons dans les mycorhizes sont très généraux ainsi qu'en témoigne la présence constante des sporangioles dans presque tous les endophytes. Ils ne doivent pas nous étonner, car ils sont la réaction ordinaire de la cellule vivante contre l'envahissement d'un organisme étranger qui ne la tue pas. Dans les cellules encore peu différenciées des êtres inférieurs cette propriété de défense par digestion est très accentuée et générale. Elle a été mise en évidence surtout chez les animaux inférieurs. Chez les animaux supérieurs certaines cellules, les phagocytes, se sont spécialisées pour ce rôle. Peut-être est-il permis de voir dans les phénomènes que je viens d'exposer des actions analogues. Comme dans les organismes inférieurs les cellules du parenchyme des racines sont relativement peu différenciées (celles qui le sont davantage, comme les cellules sécrétrices, les cellules à chlorophylle, n'ont d'ailleurs pas d'endophytes). Il n'est donc pas étonnant de voir qu'elles peuvent tuer et digérer les organismes étrangers qui les envahissent, comme les cellules tuent et digèrent les bactéries qui pénètrent à leur intérieur.

Si on cherche comment varie ce pouvoir digestif suivant la nature des plantes, on constate qu'elles présentent entre elles de grandes différences. Dans certaines, il est très faible et les arbuscules sont peu altérés. Il n'y a pas formation de sporangioles proprement dits soit par suite du faible pouvoir digestif des cellules-hôtes, soit à cause de la résistance plus grande des arbuscules. C'est le cas des *Arum*, de la Ficaire, de l'Anémone, du *Tamus*. Dans ces plantes, les arbuscules sont peu modifiés dans leur forme ; ils n'en sont pas moins de bonne heure attaqués et arrêtés dans leur fonctionnement de suçoirs, car on en rencontre bien peu de nettement turgescents et qui aient un pédoncule bien gonflé.

Dans la plupart des plantes, la transformation des arbuscules en sporangioles est très rapide et l'on voit, côte à côte, des sporangioles bien formés et des arbuscules jeunes. Certaines racines même, comme on l'a vu, ne paraissent contenir que des sporangioles. Il est peu probable que les mycorhizes de ces plantes, que tous les caractères de leurs endophytes rangent à côté des mycorhizes à arbuscules soient dépourvues de ces derniers organes. Seule la durée très courte de leur fonctionnement les fait échapper à l'observation et peut-être aussi l'imperfection de nos fixateurs.

Ce sont sans doute des raisons analogues qu'il faut invoquer pour le groupe des Orchidées. L'analogie des « Klumpen » ou « corps de dégénérescence » des mycorhizes de ces plantes avec les sporangioles, en particulier avec ceux qui proviennent des arbuscules composés, me paraît manifeste. Janse (97) a déjà insisté sur cette ressemblance. De plus les processus de la transformation des corps jaunes si bien décrits par Magnus pour le *Neottia* rappellent de très près ceux que j'ai exposés plus haut pour les sporangioles plus simples de la plupart des autres plantes. Janse a d'ailleurs trouvé de semblables sporangioles en grappe dans une Orchidée, le *Lecanorchis javanica*. Ce n'est donc pas faire une hypothèse injustifiée que d'assimiler les « corps jaunes de dégénérescence » des

Orchidées aux sporangioles des autres endophytes et de leur attribuer une origine identique. Les transitions entre les endophytes typiques des Orchidées et les endophytes de la plupart des autres plantes ne manquent pas d'ailleurs. J'ai signalé à leur place les affinités des mycorhizes du *Tamus* et du *Psilotum* avec celles des Orchidées d'une part et celles des plantes communes d'autre part. Le *Tamus* que la distribution des hyphes et leur mode d'enroulement en pelotons serrés rapproche des Orchidées a cependant des arbuscules simples. Le *Psilotum* qui a les Pilzwirthzellen et les Verdauungszellen des Orchidées renferme aussi des vésicules comme les mycorhizes ordinaires.

CONCLUSIONS.

De nombreuses conclusions fort importantes se dégagent des études précédentes sur le filament, les vésicules, les arbuscules et la transformation de ces derniers en sporangioles. L'examen attentif de ces organes particuliers aux mycorhizes éclaire d'un jour tout nouveau le rôle physiologique des endophytes. Je n'y insisterai pas autrement pour l'instant, me réservant de revenir sur cette question dans un autre chapitre.

Je retiendrai seulement le fait de *la présence constante des vésicules et des arbuscules dans les endophytes de toute nature* et la *généralité du mode de transformation des arbuscules en sporangioles*. Les arbuscules, dont le rôle est capital et qui se *rencontrent seulement dans les endophytes*, me paraissent tout à fait caractéristiques de ces champignons. Du fait de leur grande ressemblance dans les plantes les plus variées comme structure et physiologie, il faut conclure que ces organes ne sauraient résulter d'adaptations à des conditions communes de champignons très différents entre eux. L'uniformité de la constitution des membranes et des noyaux, la présence constante des vésicules, caractères indépendants du mode de vie, témoignent aussi d'une parenté entre tous les endophytes. Il faut les considérer tous, depuis les plus simples, les endophytes intercellulaires, jusqu'aux plus complexes, ceux qui habitent les racines d'Orchidées, *comme appartenant à un même groupe*, dont les divisions secondaires ont été mises en évidence par la distribution en séries distinctes faites dans le premier chapitre.

(A suivre).

450 — Lille, imp. Le Bigot Frères. Le Gérant, Th. Clerquin.

MODE DE PUBLICATION & CONDITIONS D'ABONNEMENT

La **Revue générale de Botanique** paraît le 15 de chaque mois et chaque livraison est composée de 32 à 48 pages avec planches et figures dans le texte.

Le prix annuel (payable d'avance) est de :

20 fr. pour Paris, les Départements et l'Algérie.

22 fr. 50 pour l'Étranger.

Aucune livraison n'est vendue séparément.

Adresser les demandes d'abonnements, mandats, etc., à M. l'Administrateur de la LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT, 1, rue Dante, à Paris.

Adresser tout ce qui concerne la rédaction à M. Gaston BONNIER, professeur à la Sorbonne, 15, rue de l'Estrapade, Paris.

Il sera rendu compte dans les revues spéciales *des ouvrages, mémoires ou notes dont un exemplaire aura été adressé au Directeur de la Revue générale de Botanique. De plus l'ouvrage envoyé sera annoncé immédiatement sur la couverture.*

Les auteurs des travaux insérés dans la *Revue générale de Botanique* ont droit gratuitement à vingt-cinq exemplaires en tirage à part.

Librairie Générale de l'Enseignement, 1, rue Dante, Paris.

VIENT DE PARAITRE :

COURS
DE
BOTANIQUE
Phanérogames

CELLULE ET TISSUS ; MORPHOLOGIE ; ANATOMIE ;
CLASSIFICATION ; FAMILLES DE PHANÉROGAMES ;
APPLICATIONS AGRICOLES, INDUSTRIELLES, MÉDICALES ;
PALÉONTOLOGIE ; HISTORIQUE

par MM.

GASTON BONNIER
MEMBRE DE L'INSTITUT (Académie des Sciences)
PROFESSEUR DE BOTANIQUE
A LA SORBONNE

LECLERC DU SABLON
PROFESSEUR DE BOTANIQUE
A L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE
DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES

A L'USAGE
des Élèves des Universités, des Écoles de Médecine et de Pharmacie,
et des Écoles d'Agriculture

Avec 2389 figures inédites
par J. POINSOT et A. MILLOT

Un volume de 1.332 pages in-8. — PRIX *(franco)*. **20 fr.**

On peut souscrire dès à présent à la Deuxième Partie du **COURS DE BOTANIQUE** (Cryptogames, Physiologie, Géographie botanique, etc.).

L'ouvrage paraîtra en fascicules et formera un volume d'environ 1.500 pages in-8 et renfermant plus de 2.000 figures, la plupart dessinées d'après nature.

Prix de Souscription au COURS DE BOTANIQUE (2e Partie). 15 fr.

(Une fois l'ouvrage terminé, le prix sera augmenté)

Les souscriptions à l'ouvrage complet sont supprimées. On ne peut plus actuellement souscrire qu'à la Deuxième Partie du **COURS DE BOTANIQUE**, aux conditions ci-dessus.

IMP. LE BIGOT FRÈRES

REVUE GÉNÉRALE
DE
BOTANIQUE

DIRIGÉE PAR

M. Gaston BONNIER

MEMBRE DE L'INSTITUT,
PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA SORBONNE

TOME DIX-SEPTIÈME

Livraison du 15 Juin 1905

N° 198 ✓

Entered at the New-York Post Office
as Second Class matter.

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
1, RUE DANTE, 1
1905

LIVRAISON DU 15 JUIN 1905

Pages

I. — LES CÉCIDIES DE *RHOPALOMYIA MILLEFOLII* H. Lw. (avec figures dans le texte), par **M. A. Daguillon** 241

II. — RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR LES PRINCIPES ACTIFS DE LA GARANCE, par **M. W. Russell** 254

III. — LE SYSTÈME RADICULAIRE DE L'*EUPHORBIA INTISY* (avec figures dans le texte), par **MM. Marcel Dubard** et **René Viguier** 260

IV. — SUR L'HÉTÉROSTYLIE DE LA PULMONAIRE OFFICINALE (avec figures dans le texte), par **M. Edmond Gain** 272

V. — REVUE DES TRAVAUX DE TÉRATOLOGIE VÉGÉTALE, parus de 1895 à 1899 (avec figures dans le texte), par **M. C. Houard** *(suite)* 277

VI. — REVUE DES TRAVAUX D'ANATOMIE, parus de 1897 à 1902 (avec figures dans le texte), par **M. H. Ricôme** *(suite)* 283

Cette livraison renferme vingt figures dans le texte.

Pour le mode de publication et les conditions d'abonnement voir à la troisième page de la couverture.

LES CÉCIDIES

DE *RHOPALOMYIA MILLEFOLII* H. Lw.

par M. Aug. DAGUILLON

On connaît les cécidies produites sur *Achillea Millefolium* L. par *Rhopalomyia Millefolii* H. Lw.

J'ai eu, il y a quelques années, l'occasion d'en recueillir d'assez nombreux échantillons à Lachapelle-sous-Gerberoy (Oise).

Consultant les notes publiées par les divers auteurs qui se sont occupés de l'espèce productrice de ces galles (1), j'avais remarqué que, s'ils donnent des descriptions satisfaisantes de leur forme extérieure et de leur constitution, autant que la révèlent l'œil nu ou la loupe, du moins ils ne fournissent guère d'indications histologiques à leur sujet.

J'avais donc rassemblé les éléments d'une étude anatomique de ces cécidies, et les résultats de cette étude me paraissaient offrir quelque intérêt.

Depuis lors, M. Houard, un des auteurs du précieux *Catalogue systématique des Zoocécidies de l'Europe et du Bassin méditerranéen*, a bien voulu me faire profiter de son érudition en ces matières : complétant ce que mes renseignements bibliographiques avaient d'insuffisant, il m'a signalé un travail de Küstenmacher (2) qui renferme précisément quelques données anatomiques et insiste particulièrement sur la distribution du tannin dans les tissus de la cécidie. Sur ce dernier point, je n'ai pas eu le moyen de contrôler les assertions de cet observateur, mes échantillons ayant séjourné trop longtemps dans l'alcool avant que j'aie pu les examiner ; sur l'organisation même de la cécidie, je ne vois pas de désaccord entre mes observations et celles de Küstenmacher ; cependant, comme celles-ci ne sont pas accompagnées de figures, j'ai pensé qu'il pouvait y avoir encore quelque utilité à publier les miennes : tel est l'objet de cette petite note.

---

(1) On en trouvera la bibliographie dans le *Catalogus Dipterorum* de Kertész (Dr C. Kertész, *Catalogus Dipterorum hucusque descriptorum*, Lipsiæ, Guilelmus Engelmann, 1902)

(2) M. Küstenmacher : *Beitrage zur Kenntniss der Gallbildungen, mit Berucksichtigung des Gerbstoffes* (Jahrb. für wiss. Bot., tome 26, 1894).

Les cécidies de *Rhopalomyia Millefolii* sont généralement situées à l'aisselle des feuilles, et cette situation permet tout de suite de penser qu'elles ont la valeur de bourgeons arrêtés dans leur développement et modifiés dans leur structure par l'action cécidogène. Dans les échantillons que j'ai recueillis, elles ne se trouvaient guère, sur les tiges florifères, qu'à l'aisselle des feuilles inférieures ; normalement isolées (une par aisselle), elles peuvent cependant s'y rencontrer au nombre de deux ou même davantage : souvent elles étaient si nombreuses au voisinage des feuilles les plus basses qu'elles y formaient de véritables paquets de cinq à six cécidies, ou même parfois un plus grand nombre. J'en ai remarqué aussi quelques-unes insérées sur la tige sans rapport avec les feuilles que portait cette dernière ; mais cette situation exceptionnelle n'est pas de nature à leur faire refuser la valeur morphologique de bourgeons : ce seraient alors des bourgeons adventifs, dont l'action cécidogène aurait provoqué la formation. C'est également ce que l'on peut admettre quand la cécidie, comme j'ai eu aussi l'occasion de l'observer, se forme à la face supérieure d'un lobe de feuille.

Le cécidie a la forme d'un œuf, dont le gros bout s'insérerait au fond de l'aisselle (extrémité « proximale » de la galle). Quelquefois très exactement symétrique par rapport à son axe, elle est souvent aplatie assez sensiblement le long de sa face de contact avec la tige. de manière à prendre un plan de symétrie bilatérale. Longue, en moyenne, de 5 à 8 mm., sa grosseur varie entre celle d'un grain de riz ou de blé et celle d'un grain de café. Ordinairement verte quand elle est jeune et encore relativement tendre, elle prend ensuite une coloration acajou, en même temps que sa consistance devient plus ferme. Quand elle est jeune, le petit bout de l'œuf est à peu près fermé ; tout au plus voit-on paraître, au sommet de cette extrémité « distale » de la cécidie, un mince pinceau de poils. Plus tard, on voit cette extrémité se découper en un certain nombre de lobes, souvent quatre, suivant autant de fentes qui divergent à partir du sommet ; puis ces lobes se recourbent vers l'extérieur, se disposant en croix quand ils sont au nombre de quatre, et leur surface interne apparaît, couverte d'un abondant feutrage de poils ordinairement blanchâtres : ce sont quelques-uns de ces poils qui se faisaient déjà jour à l'extérieur, au sommet de la galle jeune. Küstenmacher (loc. cit.) compare assez ingénieusement la forme de la cécidie ainsi épanouie à celle du strobile de *Biota orientalis* Endl.

Il suffit d'examiner, même à l'œil nu, quelques coupes longitudinales ou transversales d'une cécidie pour s'assurer (fig. 1) qu'elle est creusée intérieurement d'une cavité à peu près concentrique à sa surface externe, par conséquent ovoïde comme elle et plus large à son extrémité proximale qu'à son extrémité distale. Quand la galle est jeune, cette cavité, qui est la chambre larvaire, ne communique pas avec l'extérieur ; plus tard, quand les lobes distaux se sont recourbés en dehors, elle s'ouvre par un étroit pertuis, tout encombré de poils dont l'orientation permet la sortie facile du cécidozoon, mais oppose un sérieux obstacle à la pénétration d'un hôte venu de l'extérieur. — Parfois on observe des cécidies, plus ou moins déformées, qui se montrent creusées de deux ou même trois chambres larvaires, s'ouvrant comme il vient d'être dit ; d'ailleurs, leurs orifices sont assez rapprochés pour qu'il soit difficile de distinguer au premier abord, parmi les lobes qui surmontent la galle mûre, ceux qui appartiennent à chaque chambre ; ces orifices peuvent même se confondre en un seul. Cette sorte de cécidies se rencontre surtout là où on observe communément plusieurs cécidies à l'aisselle d'une même feuille, et on peut admettre avec assez de vraisemblance qu'elles proviennent d'une concrescence de cécidies voisines.

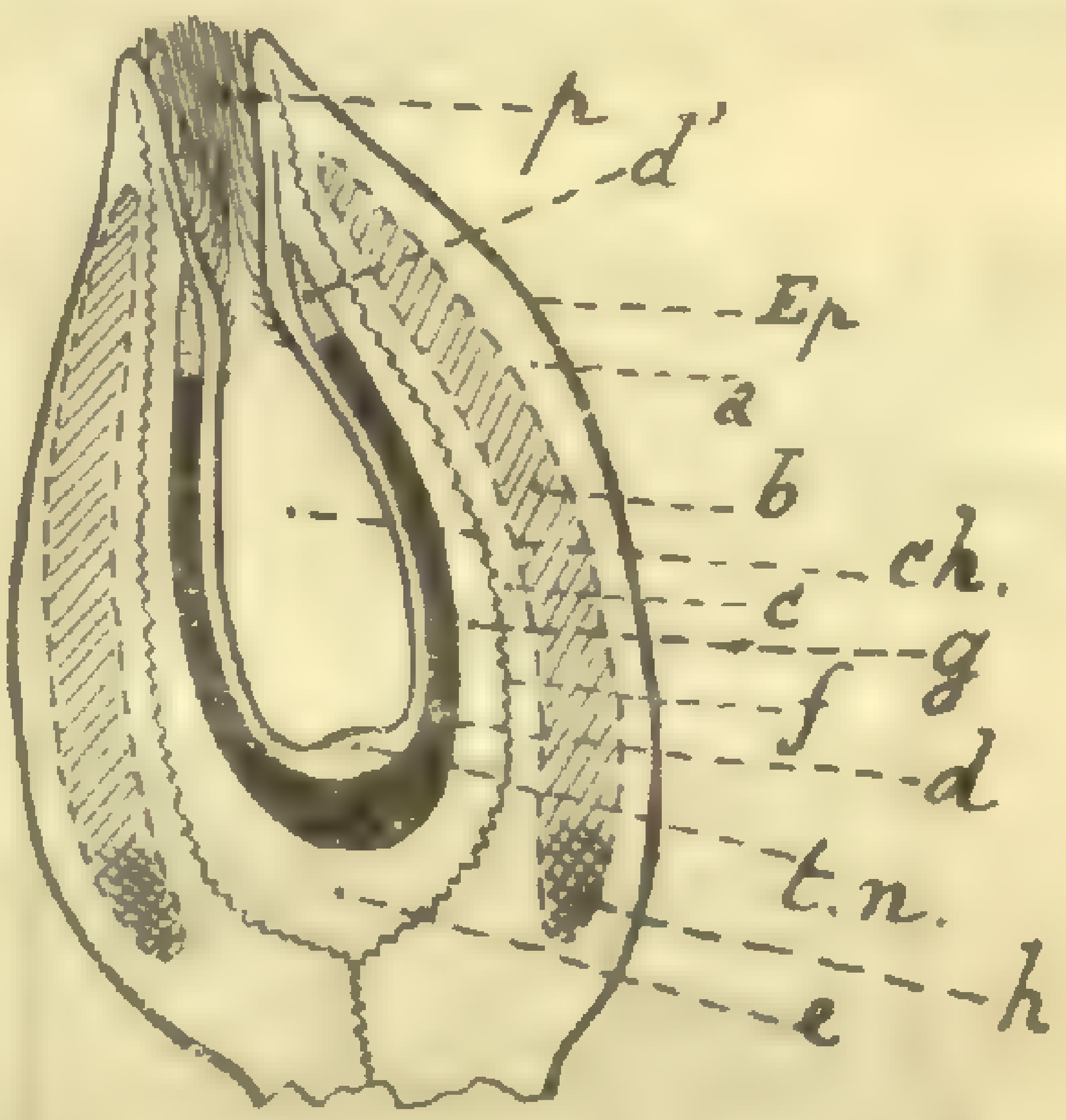


Fig. 1. — Coupe longitudinale schématique d'une cécidie de *Rhopalomyia Millefolii*, grossie environ six fois. — *Ep.*, épiderme ; *a*, collenchyme sous-épidermique ; *b*, tissu lâche, à grands éléments ; *h*, partie lignifiée de ce tissu ; *c*, zone vasculaire ; *f*, faisceau libéroligneux ; *e*, parenchyme à petites cellules ; *d*, couche de soutien ; *a'*, couche collenchymateuse profonde ; *g*, parenchyme à longs éléments ; *t.n.*, tissu nourricier ; *ch.*, chambre gallaire ; *p*, poils.

L'épiderme de la cécidie offre des caractères assez sensiblement différents de ceux de l'épiderme d'*Achillea Millefolium*, examiné soit sur la tige, soit sur la feuille. — Sur la tige, l'épiderme est formé de cellules à parois radiales presque planes, allongées parallèlement à l'axe de la tige, et par conséquent de forme sensiblement quadrangulaire quand on les examine de face (fig. 2) ; elles peuvent avoir 154 μ de longueur sur 32 μ de large. Cet épiderme porte, d'ailleurs, quand il est jeune, d'assez nombreux poils pluricellulaires, unisériés, avec cellule terminale ordinairement très allongée ; plus tard, ces poils se flétrissent, tombent en grande partie, et ne sont plus représentés, sur la tige âgée, que par les restes desséchés de leurs cellules basilaires. On y observe, de plus, quelques stomates. — L'épiderme de la feuille, examiné soit sur la face supérieure, soit sur la face inférieure d'un des segments du limbe (très profondément divisé, comme on le sait), se montre (fig. 3) formé de cellules à contours plus ou moins sinueux, et semé de nombreux stomates. Au niveau de la partie médiane du limbe, occupée par la nervure principale, les cellules épidermiques sont plus allongées, et leurs parois tendent à se rectifier, de manière à donner à ces cellules une forme

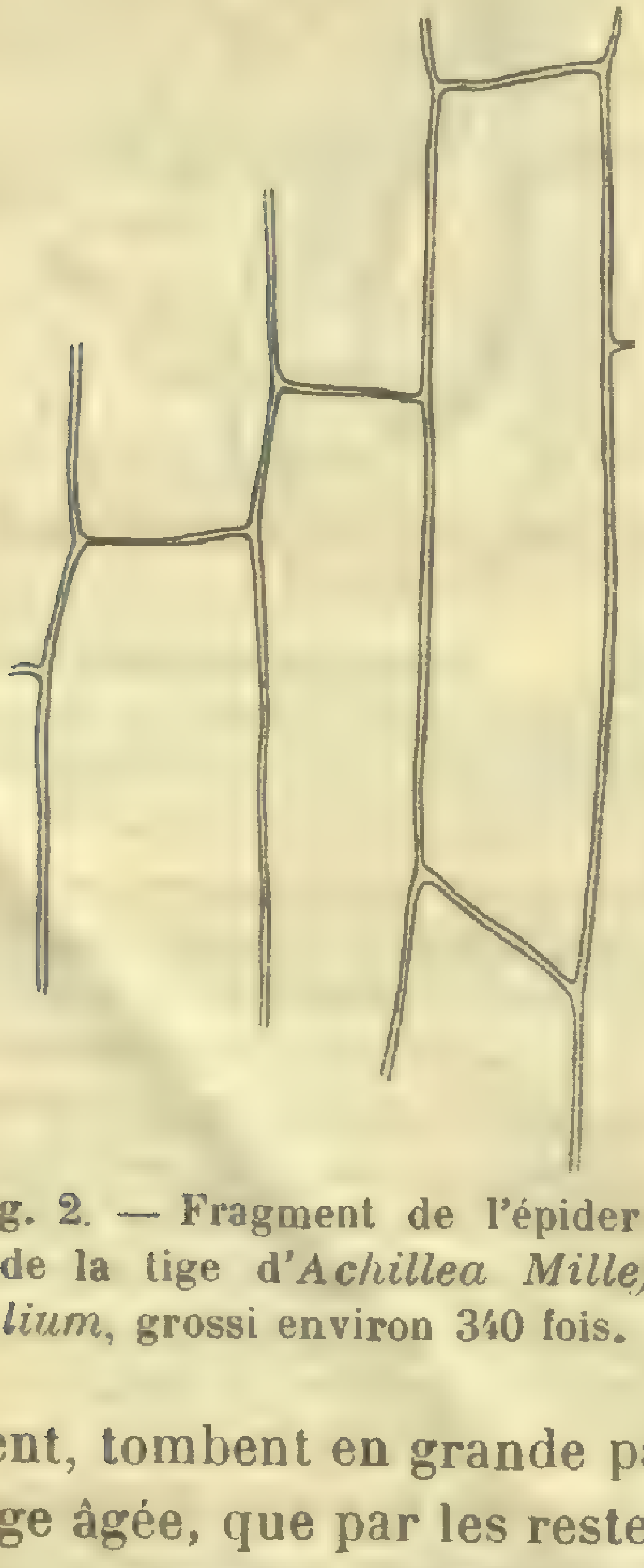


Fig. 2. — Fragment de l'épiderme de la tige d'*Achillea Millefolium*, grossi environ 340 fois.

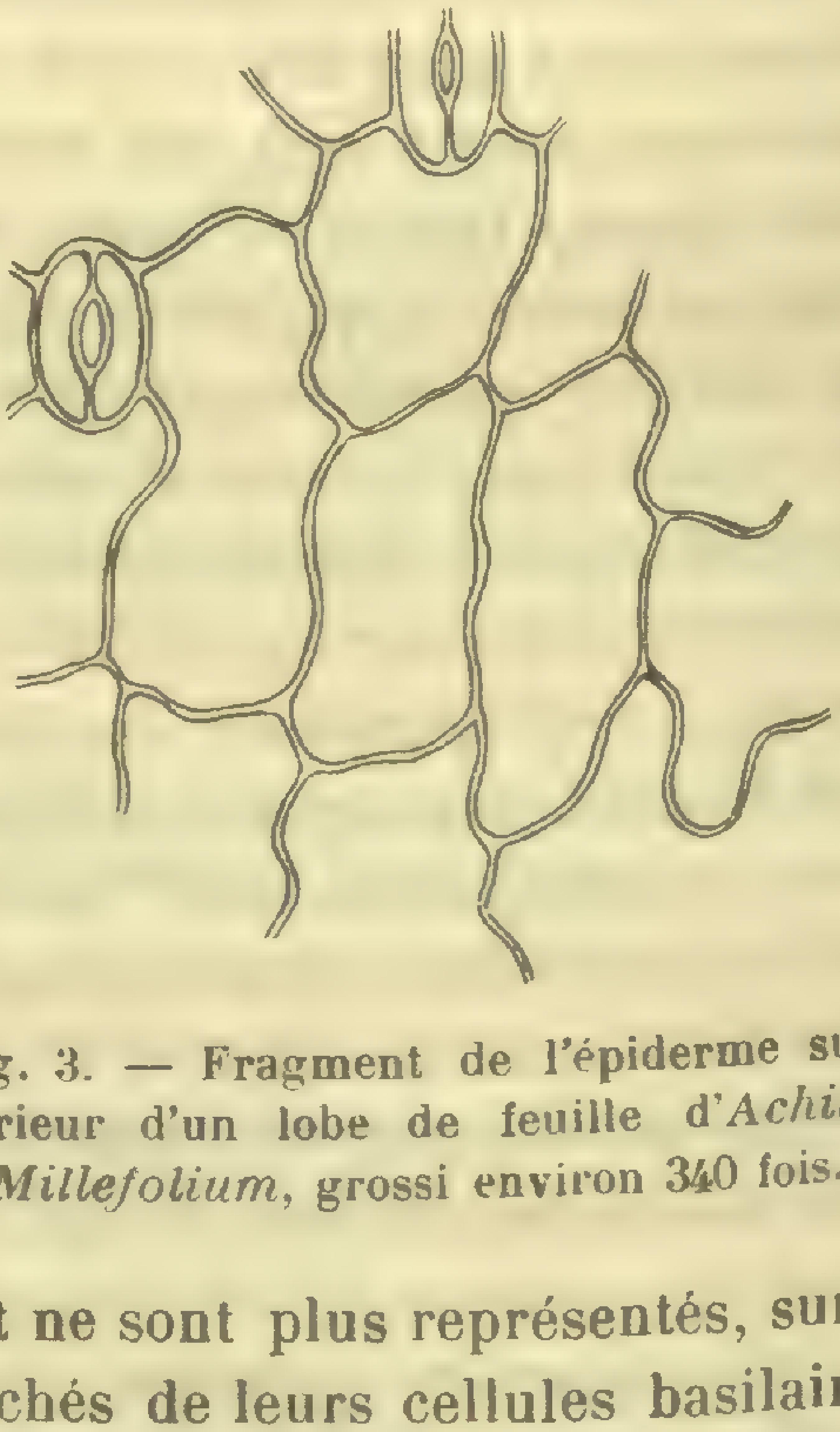


Fig. 3. — Fragment de l'épiderme supérieur d'un lobe de feuille d'*Achillea Millefolium*, grossi environ 340 fois.

qui se rapproche davantage de celle des cellules épidermiques de la tige ; en même temps les stomates disparaissent ; ces caractères particuliers s'observent aussi, dans les segments du limbe, au niveau de leur nervure médiane. Plus courtes, dans tous les cas, que celles de la tige, les cellules épidermiques de la feuille peuvent avoir, par exemple sur l'individu qui a fourni les mesures ci-dessus pour l'épiderme de la tige, 86 μ de long sur 26 μ de large. Comme la tige, la feuille jeune porte des poils, de même nature, qui se flétrissent sur l'organe adulte. — L'épiderme de la cécidie (fig. 4) est formé de cellules assez régulièrement polygonales, à peu près isodiamétriques ou légèrement allongées dans le sens de l'axe de la cécidie, et pouvant avoir en moyenne, sur une cécidie voisine de la tige et de la feuille qui ont servi aux mensurations précédentes, une largeur de 73 μ. Leur membrane est fortement épaissie sur les faces externe et latérales, comme on peut s'en assurer soit sur un lambeau d'épiderme vu de face, soit sur une coupe transversale de la cécidie (Voir fig. 5). Cet épiderme est, de loin en loin, percé de stomates. Par contre, il m'a paru, dans les échantillons que j'ai recueillis, entièrement lisse et dépourvu de poils, aussi bien à l'état jeune qu'à l'état complètement différencié. — En résumé, l'épiderme de la cécidie se rapproche de celui de la tige par la forme polygonale, et non sinueuse, du contour de ses cellules ; mais il s'en distingue, aussi bien que de celui des parties stomatifères du limbe, par la grande largeur de ses éléments et par l'épaississement notable de leurs membranes.

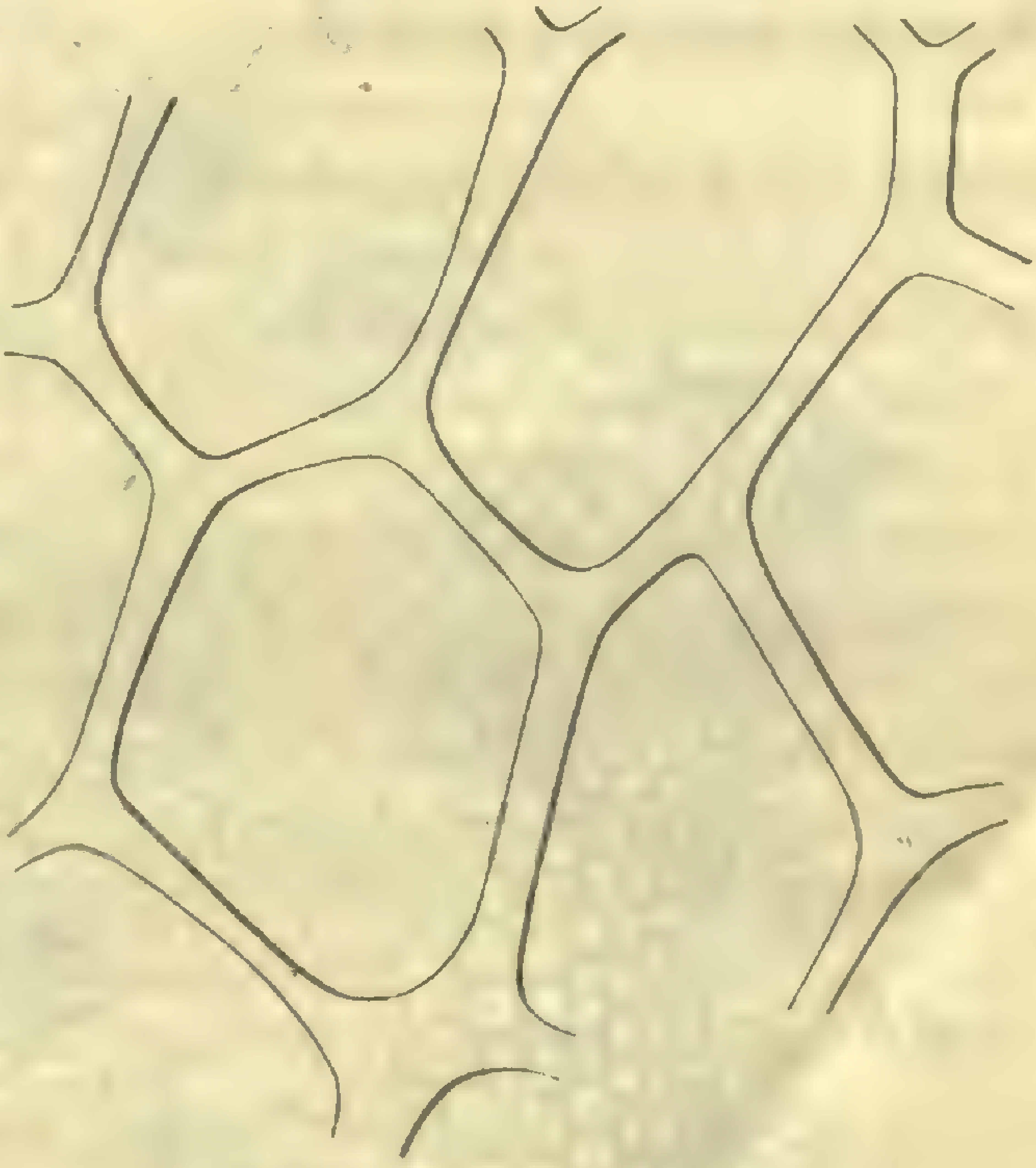


Fig. 4. — Fragment de l'épiderme de la cécidie, grossi environ 340 fois.

Sous l'épiderme viennent (fig. 1 et 5, *a*) quelques assises, deux ou trois par exemple, dont chacune offre à peu près la même épaisseur que l'épiderme lui-même. Elles sont formées de cellules relativement petites, ordinairement un peu allongées dans le sens de l'axe de la cécidie, que nous appellerons désormais, pour abréger, le sens longitudinal ; leurs membranes sont légèrement épaissies, mais non lignifiées, ni subérifiées, et elles constituent une sorte de collenchyme assez comparable à celui qu'on observe, dans la même situation, à l'intérieur de la tige aérienne.

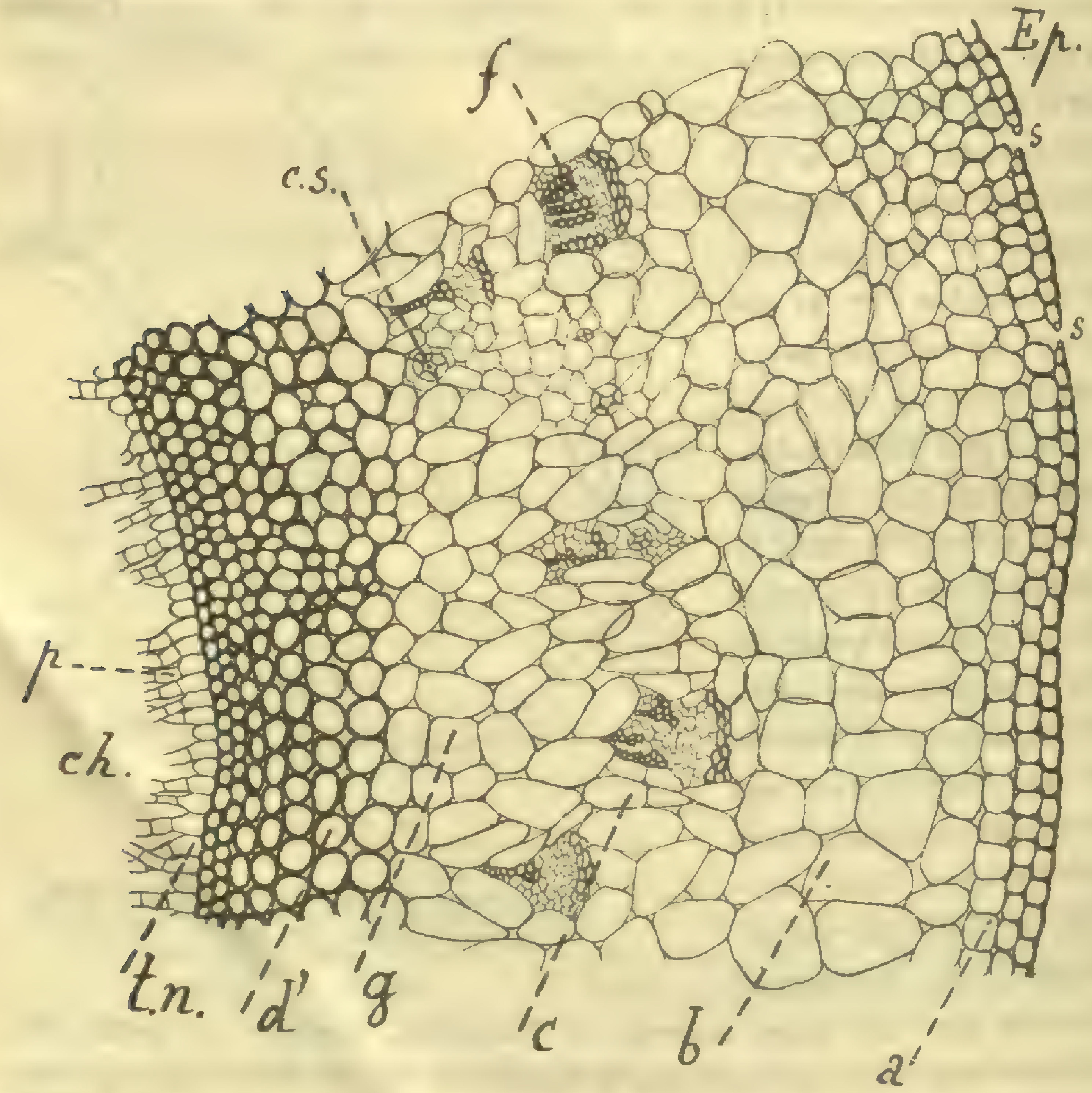


Fig. 5. — Portion de la paroi d'une cécidie, en coupe transversale, grossie environ 100 fois. — *Ep.*, épiderme ; *s*, stomate ; *a*, collenchyme sous-épidermique ; *b*, tissu lâche à grands éléments ; *c*, zone vasculaire ; *f*, faisceau libéro-ligneux ; *c.s.*, canal sécréteur ; *d*, couche collenchymateuse profonde ; *g*, parenchyme à longs éléments ; *t.n.*, tissu nourricier ; *ch.*, chambre gallaire ; *p*. poils.

A quelque profondeur, l'aspect des cellules change sensiblement (*b*). Elles deviennent beaucoup plus volumineuses et prennent des formes plus ou moins irrégulières, bien que généralement un peu plus longues que larges, quelquefois même deux fois plus longues que larges (par exemple 216 μ de long sur 108 μ de diamètre transversal) ; leurs contours sont arrondis aux angles, de manière à laisser entre elles d'assez nombreux méats ; leurs membranes sont minces et cellulosiques. Ainsi se constitue, dans l'épaisseur de la paroi de la chambre gallaire, un tissu lâche à éléments grands et courts, que sépare d'avec le collenchyme externe une limite assez nette. Ce tissu peut comprendre, par exemple, quatre à cinq assises de cellules vers le milieu de la cécidie. Du côté de la base de celle-ci, il se termine vers la naissance du court pédoncule qui la rattache à la tige ; du côté opposé, il va en s'amincissant progressivement et se termine à quelque distance du sommet. Dans son ensemble, il forme une sorte de manchon, ouvert à ses deux bouts. Il n'est pas rare de voir les cellules de ce manchon les plus voisines de la base de la cécidie lignifier leurs membranes, sans les épaissir beaucoup, de manière à former, à l'intérieur de la partie la plus épaisse de la cécidie, une sorte d'anneau (*h*) qui peut jouer un rôle aquifère.

Plus près de l'axe se rencontre une zone dans laquelle une coupe transversale permet de reconnaître, distribués plus ou moins irrégulièrement sur un ou plusieurs rangs, des faisceaux libéro-ligneux (*f*). Chacun de ces faisceaux ne comprend souvent qu'une seule rangée de vaisseaux de faible calibre, pour la plupart spiralés ou annelés ; parfois on observe plusieurs rangées de vaisseaux, séparés par des rayons parenchymateux. Le liber est bordé vers l'extérieur par un cordon plus ou moins développé (absent dans certains faisceaux particulièrement grêles et peu différenciés) de fibres à parois peu ou point lignifiées : ces fibres correspondent évidemment aux fibres péricycliques de la tige aérienne ou à celles qui, dans la feuille, soutiennent, sur leur face dorsale, les faisceaux libéro-ligneux des nervures ; mais leur différenciation est poussée beaucoup moins loin. En résumé, la structure normale du faisceau libéro-ligneux d'*Achillea Millefolium* subit, dans la cécidie, une notable dégradation.

Au voisinage des faisceaux, le parenchyme (*c*) est formé d'éléments sensiblement plus étroits que ceux du manchon à grandes cellules qui a été décrit plus haut, mais beaucoup plus allongés et formant des files à trajet flexueux ainsi que celui des faisceaux qu'elles accompagnent ; c'est surtout sur les coupes longitudinales qu'on peut reconnaître l'aspect particulier qui résulte de cette flexuosité et distinguer le plus nettement les limites de cette zone vasculaire. Mais il faut remarquer qu'entre les faisceaux pénètre, au moins par places, le tissu lâche à grands éléments.

Les coupes transversales permettent de reconnaître aussi, dans la zone vasculaire, la présence de nombreux canaux sécréteurs

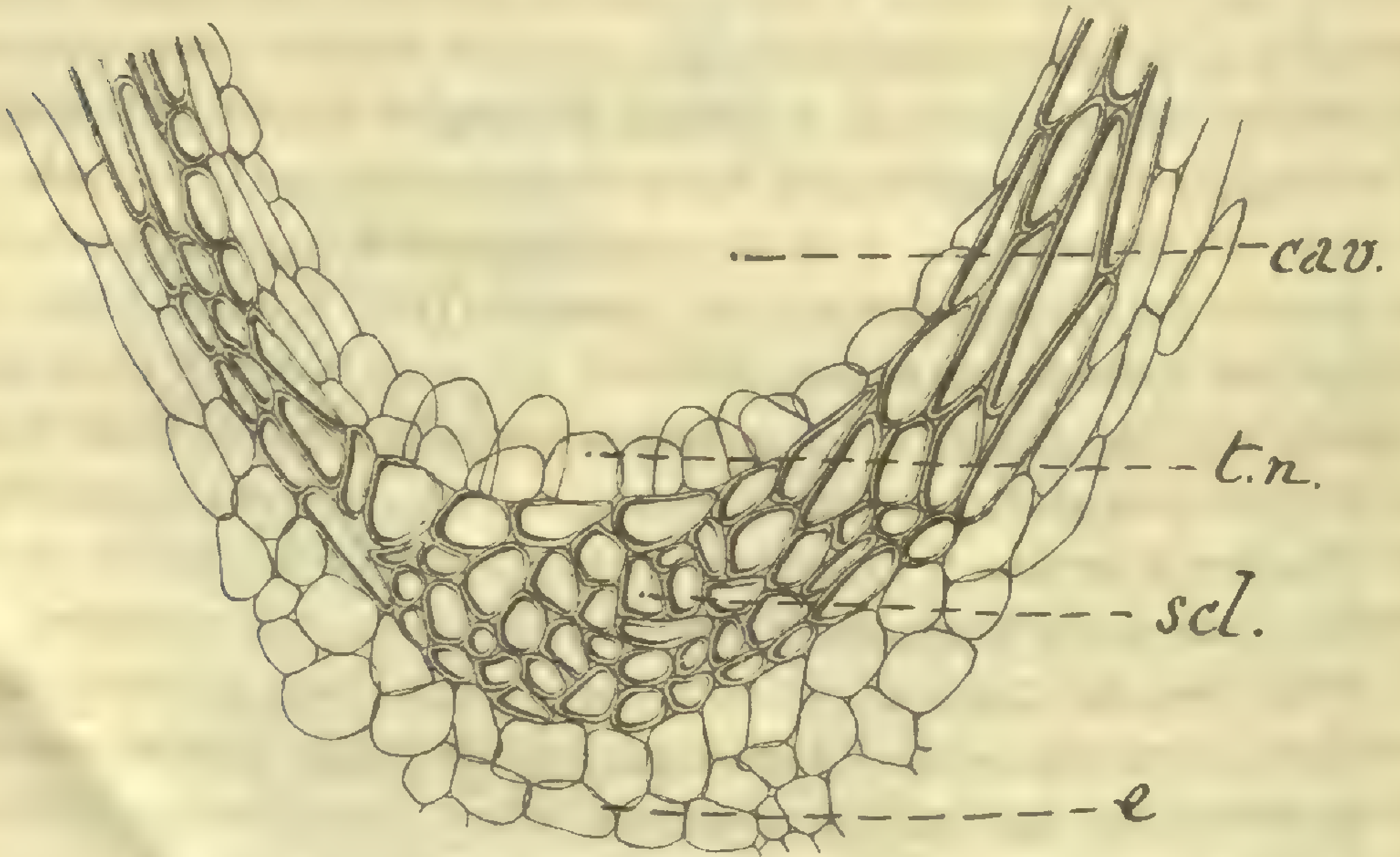


Fig. 6. — Fragment d'une coupe longitudinale du fond de la chambre gallaire, grossie environ 100 fois. — *cav.*, cavité de la chambre gallaire; *t.n.*, tissu nourricier; *scl.*, noyau sclérenchymateux formé par le tissu de soutien ; *e*, parenchyme à petites cellules.

(fig. 5, *c. s.*). La distribution de ces canaux est assez irrégulière: parfois on rencontre un canal au dos d'un faisceau libéro-ligneux, en dehors du cordon de fibres collenchymateuses ; plus souvent les canaux sont intercalés entre les faisceaux, à la même profondeur que ces derniers.

Une coupe longitudinale axile de la cécidie montre (fig. 1) que ses faisceaux libéro-ligneux se rattachent tous à un cordon unique. qui occupe l'axe de son court pédoncule et se rattache lui-même au système libéro-ligneux de la tige. Suivant ce cordon à partir de la sortie de la tige, on voit qu'en atteignant la base de la cécidie il se divise en un petit nombre de branches de premier ordre qui se distribuent dans la paroi de la cécidie, un peu comme, au niveau de la chalaze d'un ovule, se divise le faisceau libéro-ligneux du funicule. Le fond de l'espèce de corbeille vasculaire ainsi constituée est occupé par un parenchyme à petites cellules, à peu près isodiamétriques (fig. 1 et 6, *e*). Puis ces branches de premier ordre se divisent à leur tour, comme on peut le voir à l'aide d'une série de coupes transversales, soit dans le sens tangentiel, de manière à augmenter le nombre des faisceaux répartis sur une circonférence, soit dans le sens radial, de manière à donner, sur une coupe transversale, plusieurs rangs concentriques.

Le parenchyme (*e*) est en contact avec un massif de cellules courtes, à peu près isodiamétriques (diamètre variant de 40 à 60 µ dans les échantillons examinés), à contours irrégulièrement arrondis, dont les membranes, très notablement épaissies et fortement lignifiées, se colorent avec intensité par le vert d'iode. Ce massif, qui peut comprendre jusqu'à 7 à 8 plans de cellules suivant l'axe de la cécidie, atteint presque, d'autre part, le fond de la chambre gallaire. Quand on observe les parties latérales du massif, on voit les cellules qui le constituent s'allonger peu à peu dans le sens transversal, de telle sorte que le massif se continue, tout autour de la chambre gallaire, par de longues cellules scléreuses (fig. 7), pouvant avoir par exemple 180 µ de longueur sur 36 µ de diamètre transversal, étroitement appliquées les unes contre les autres en plusieurs assises concentriques (par exemple quatre ou cinq), qui forment, dans la partie profonde de la paroi de cette chambre, une couche résistante de soutien et de protection (*d*). Cette couche se continue, avec une épaisseur sensiblement constante, à peu près jusqu'au niveau du sommet de la chambre gallaire. A ce niveau, les cellules scléreuses font place, sans solution de continuité, à d'autres cellules à peu près de même forme, à membranes égale-

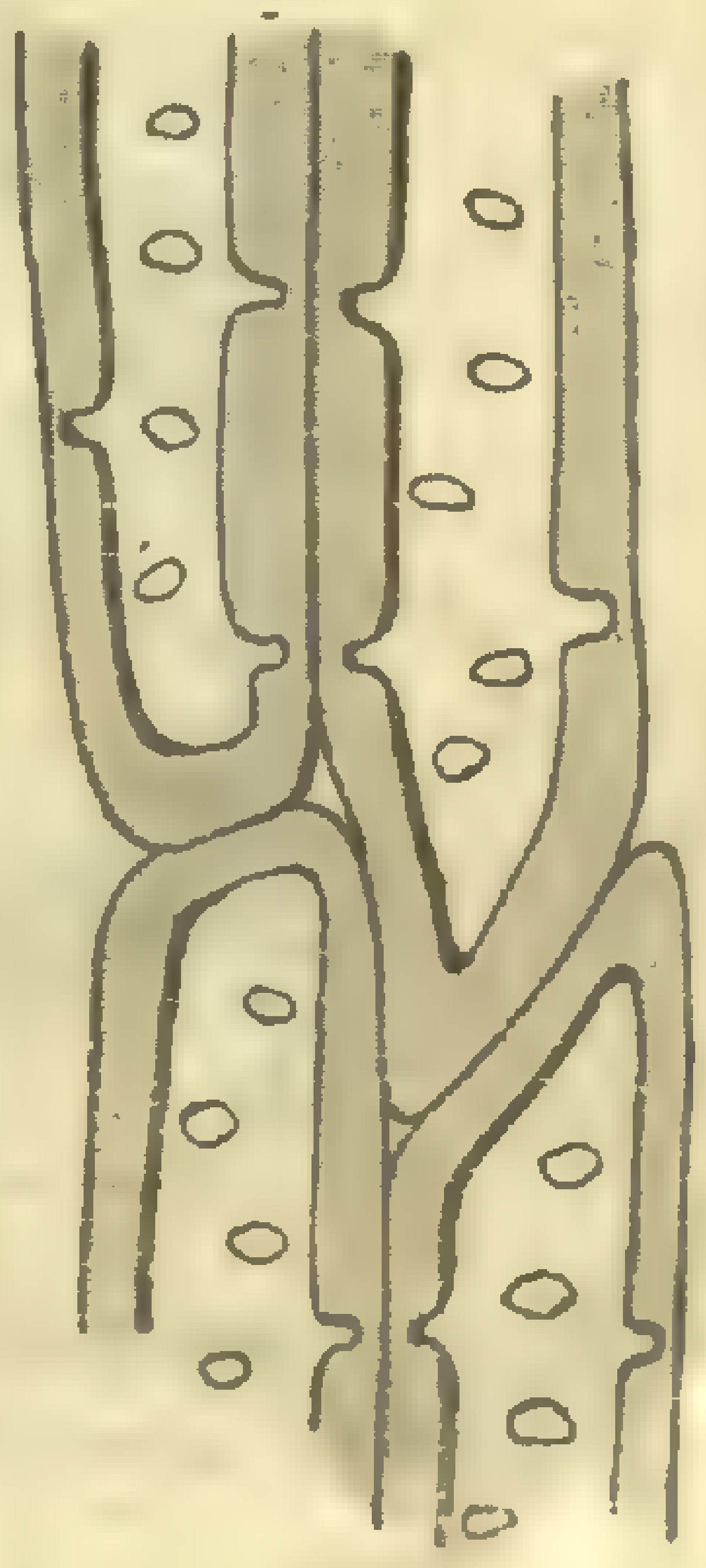


Fig. 7. — Coupe longitudinale de quelques fibres de la couche de soutien, grossies environ 530 fois. (On distingue les ponctuations, de face et en coupe).

ment épaissies, mais non lignifiées et ne retenant pas le vert d'iode, qui constituent, en somme, une sorte de collenchyme à éléments longs. Une coupe transversale faite vers le sommet de la chambre gallaire (fig. 5) rencontre généralement une couche uniformément collenchymateuse (*d'*) ; la figure 8 montre, à un grossissement plus considérable, le détail de quelques-uns de ces éléments (*cell.*), avec leurs cloisons de séparation fortement épaissies et qui ne sont délaminées qu'au voisinage des méats (*m*).

Entre la zone vasculaire, définie plus haut, et la couche de soutien se trouve intercalé un tissu (*g*) formé de longues cellules, ordonnées assez régulièrement en files longitudinales, parallèles aux assises de la couche de soutien, contre laquelle ce tissu est étroitement appliqué. Plus larges que les cellules de soutien, dont ils ont à peu près la forme générale, les éléments de ce tissu intermédiaire gardent des membranes cellulosiques et relativement minces (fig. 9). Enfin on peut remarquer qu'il s'insinue entre les faisceaux de la zone vasculaire et vient s'y raccorder avec le tissu externe lâche, à grands éléments, auquel il passe insensiblement et dont il ne diffère essentiellement que par la forme allongée de ses cellules.

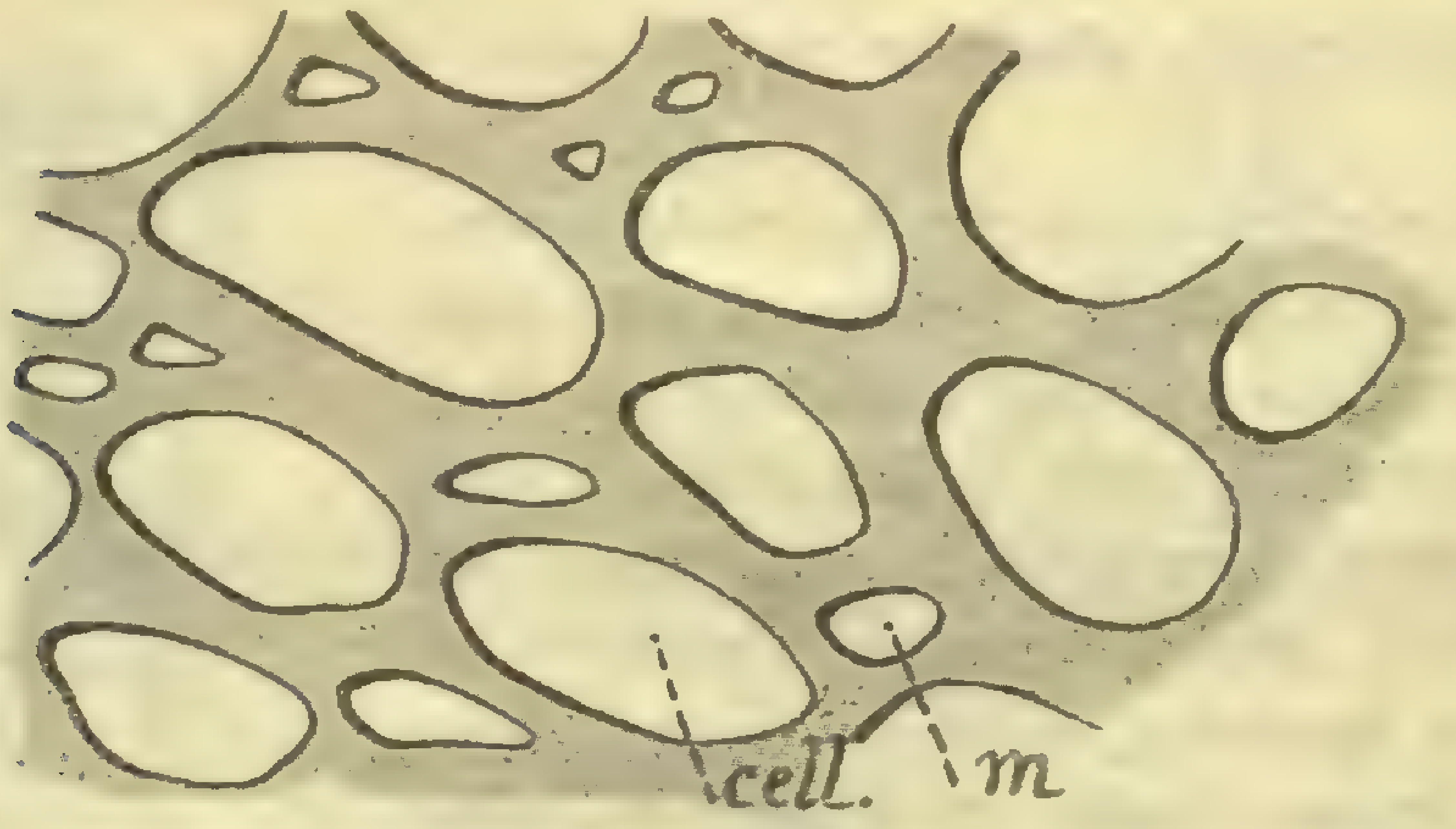


Fig. 8. — Coupe transversale de quelques éléments de la couche collenchymateuse profonde, grossie environ 530 fois. — *cell.*, cavité cellulaire ; *m*, méat.

A l'intérieur de la chambre gallaire, les cécidies même âgées renferment encore les restes d'un tissu à membranes minces et cellulosiques, qui en tapisse les parois et qui peut être considéré avec grande vraisemblance comme un tissu nourricier (*t. n.*). Au fond de la chambre gallaire, les cellules de ce tissu se présentent en une sorte de massif un peu irrégulier dont les éléments en contact avec la cavité peuvent faire dans celle-ci des saillies arrondies et plus ou moins bombées, de telle sorte que la surface libre du massif soit comme mamelonnée. Le long des parties latérales de la cavité, les cellules du tissu nourricier s'allongent nettement et se disposent en quelques assises parallèles, ordinairement peu nombreuses (deux ou trois au maximum), formant une couche étroitement appliquée contre la face interne de la couche de soutien. Vers l'origine du canal de sortie de la chambre gallaire, cette couche prend souvent une épaisseur sensiblement plus grande, de manière à constituer une sorte de bourrelet annulaire que les coupes longitudinales mettent bien en évidence. A ce niveau, il n'est pas toujours facile d'en déterminer la limite profonde, et le tissu nourricier se confond insensiblement avec le collenchyme à éléments longs qui, on l'a vu, prolonge la couche de soutien proprement dite. Du côté du canal, les cellules les plus superficielles de ce tissu revêtent un aspect remarquable. Toutes ou presque toutes se prolongent soit par de simples papilles à surface plus ou moins régulièrement arrondie, soit par de véritables poils (*p*). Quelques-uns de ces poils demeurent courts et unicellulaires; ce sont, par exemple, les premiers que l'on rencontre sur une coupe longitudinale. La plupart, au contraire, s'allongent considérablement et se cloisonnent transversalement : ce sont des poils pluricellulaires unisériés, avec cellule terminale ordinairement beaucoup plus longue que les autres, par conséquent des poils du type de ceux que portent normalement la

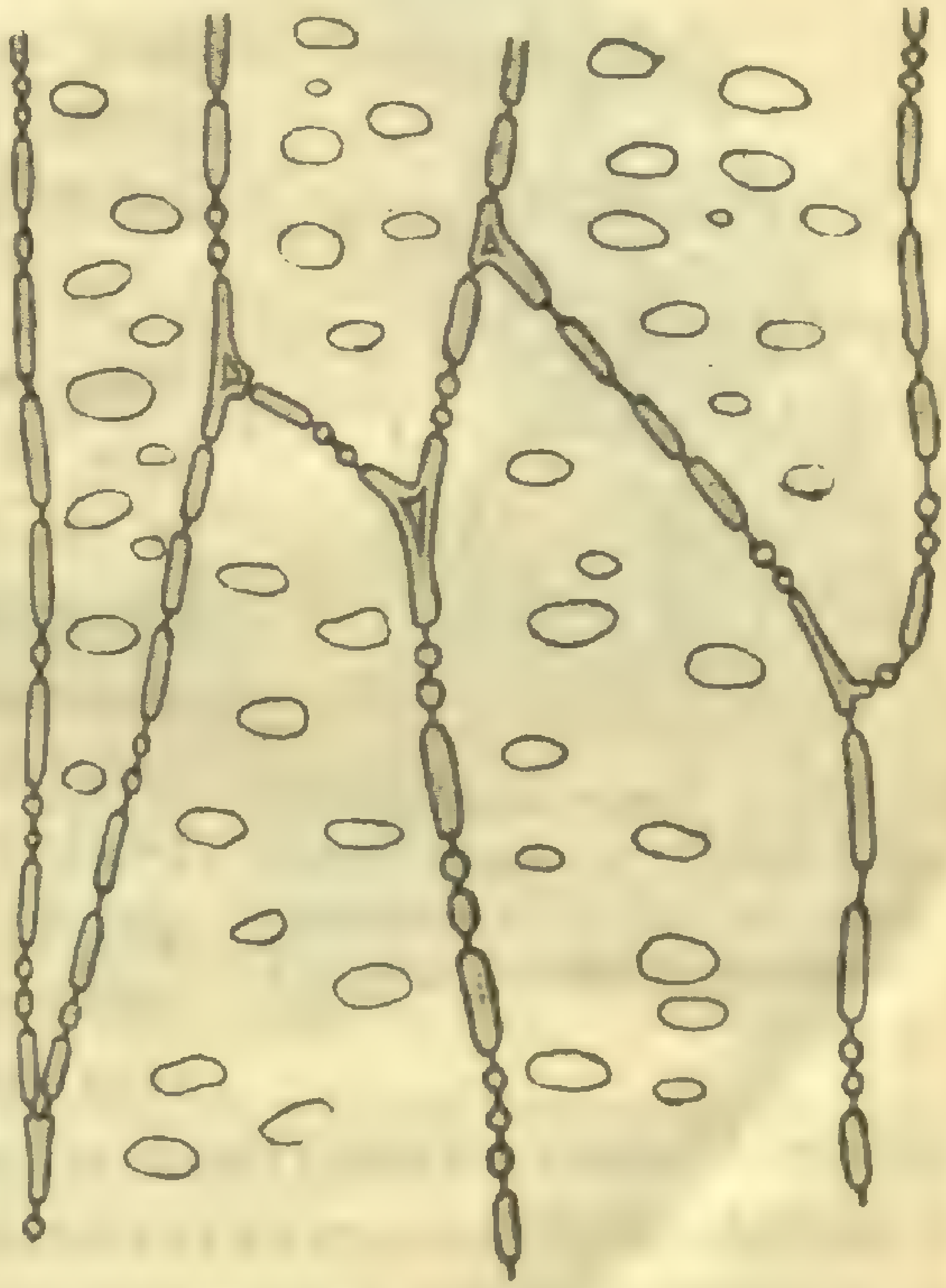


Fig. 9. — Coupe longitudinale de quelques cellules du parenchyme à éléments longs, grossie environ 530 fois. (On distingue les ponctuations, de face et en coupe).

tige et la feuille. A mesure que l'on s'élève vers l'extrémité du canal, ces poils deviennent de plus en plus nombreux et plus longs ; à peu près perpendiculaires, en leur point d'insertion, à la surface qui les engendre, et par conséquent transversaux par rapport à la cécidie, ils s'incurvent ensuite et se redressent, de manière à former, par leur étroit rapprochement, un faisceau qui occupe l'axe du canal et se manifeste au premier abord, sur une coupe transversale faite à ce niveau de la cécidie, avec les apparences d'un tissu compact.

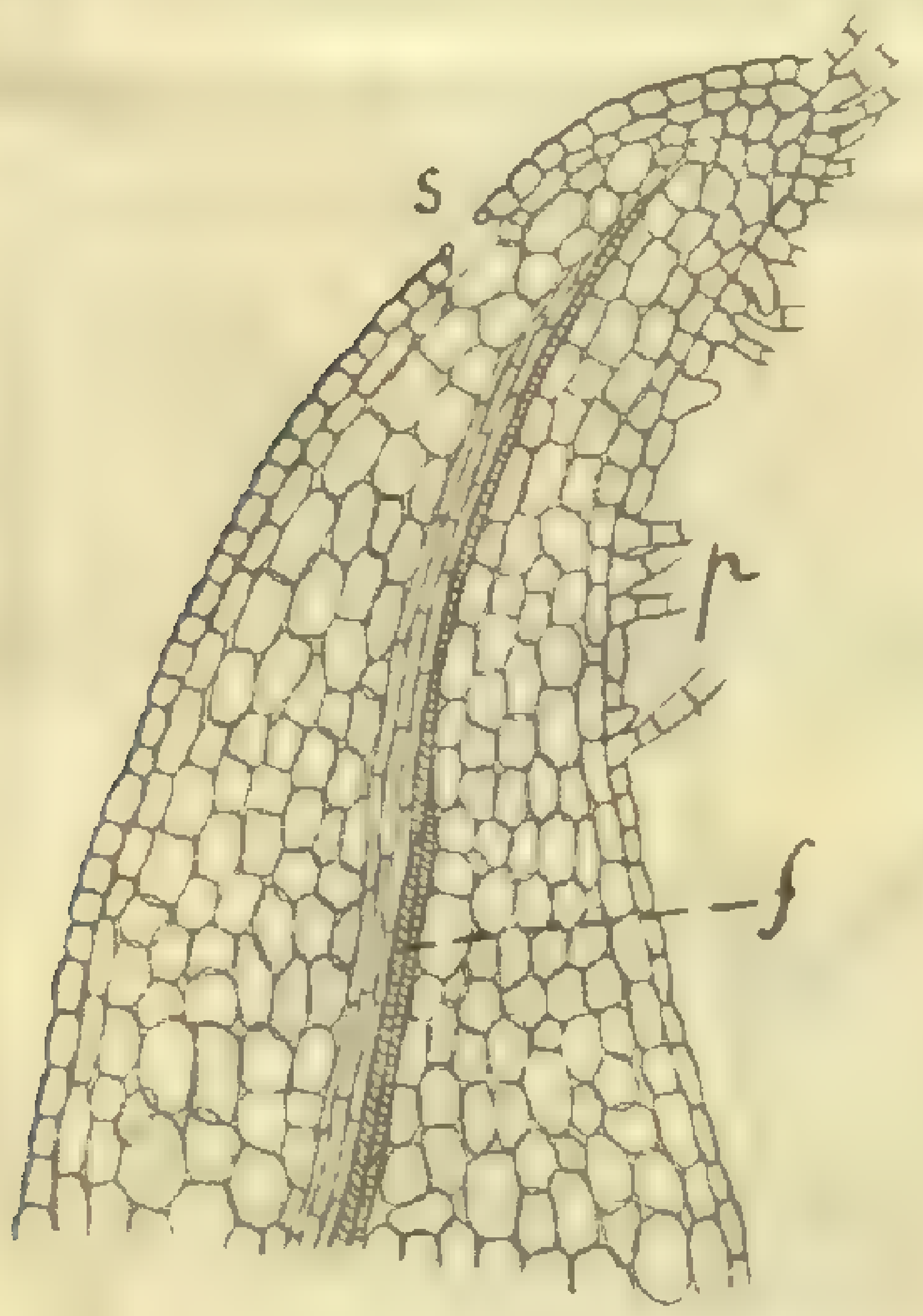


Fig. 10. — Coupe longitudinale d'un lobe de la cécidie encore close (gr. 54). — *s*, stomate ; *f*, faisceau libéro-ligneux ; *p*, poils.

Des coupes longitudinales, faites dans les lobes qui circonscrivent l'entrée de la chambre gallaire (fig. 10 et 11), montrent que les extrémités très grêles des faisceaux libéro-ligneux viennent y mourir tout près du sommet. Une comparaison entre des coupes faites dans les lobes jeunes, alors que la cécidie est encore close, et celles qu'on peut faire dans des lobes plus âgés, quand la cécidie est ouverte, permet de conclure que l'incurvation du lobe vers l'extérieur, dans la période de déhiscence de la cécidie, est due à une reprise tardive de la croissance des cellules du tissu pilifère et du parenchyme sous-jacent de la face interne du lobe : petites et courtes dans le lobe jeune, ces cellules s'accroissent et surtout s'allongent à mesure que s'accuse la déhiscence.

On sait que les cellules de la moelle, dans la tige d'*Achillea Millefolium*, ont leurs membranes marquées de petites ponctuations. La ponctuation des membranes est un caractère commun à la plupart des tissus de la cécidie de *Rhopalomyia Millefolii* : ces ponctuations, qu'on peut observer, avec un peu d'attention, dans le tissu lâche à grands éléments, sont particulièrement nettes dans les tissus où les membranes ont subi un épaississement plus ou moins considérable, comme le massif scléreux du fond de la chambre gallaire, la couche de soutien qui lui fait suite (voir fig. 7), les assises collenchymateuses qui prolongent cette dernière, et même le tissu (*g*) à longs éléments qui enveloppe extérieurement la couche de soutien (Voir fig. 9).

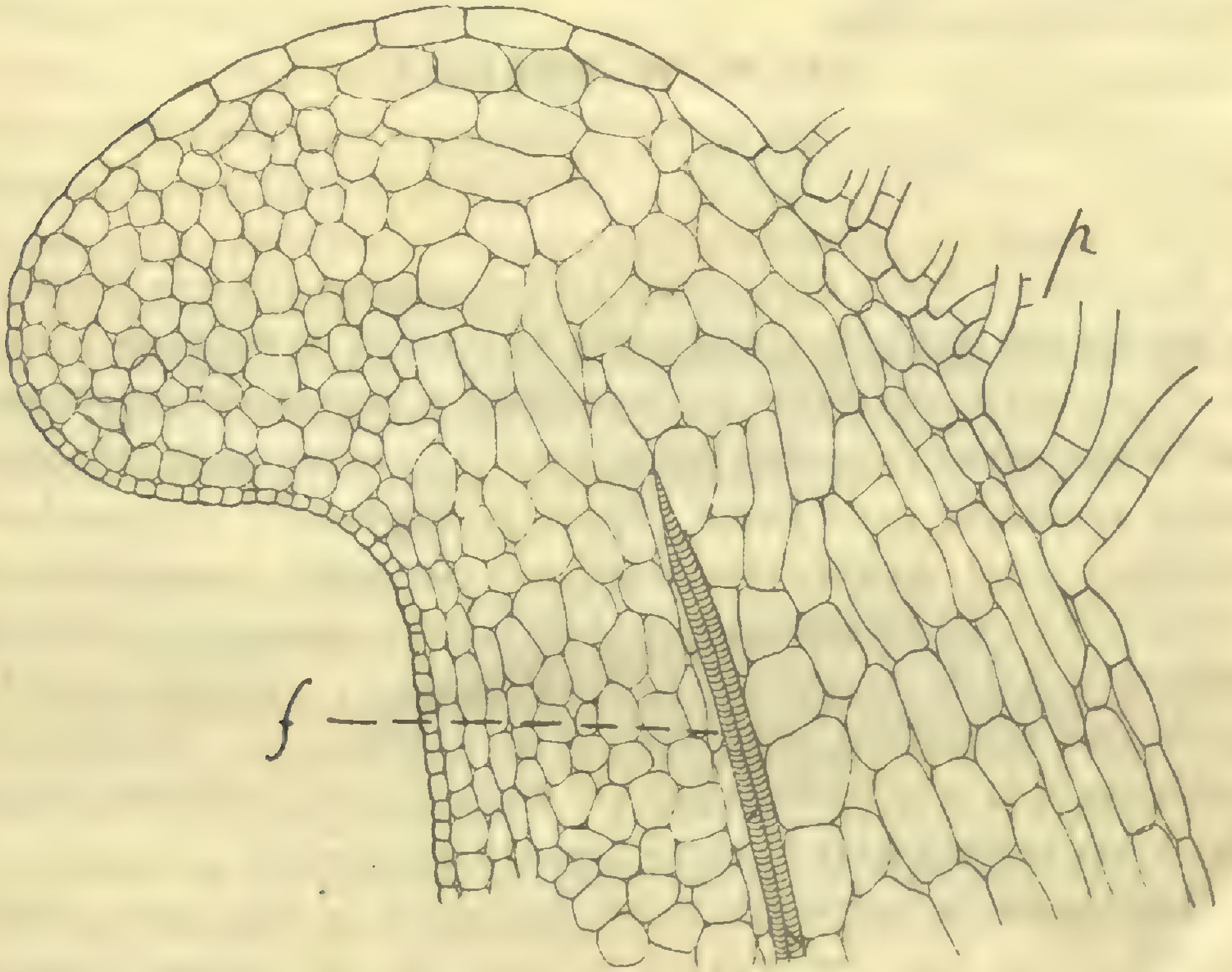


Fig. 11. — Coupe longitudinale d'un lobe de la cécidie ouverte (gr. 54).
f, faisceau libéro-ligneux ; *p*, poils.

On a vu plus haut que la cécidie paraît bien avoir la valeur morphologique d'un bourgeon. L'étude anatomique qui vient d'être faite montre que la structure de ce bourgeon est profondément altérée : des éléments que la description précédente a mis en évidence il n'est pas aisé de dire lesquels représentent la partie caulinaire du bourgeon et lesquels reviennent aux unités foliaires. L'étude du développement de la cécidie jetterait peut-être quelque lumière sur cette question.

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

SUR LES

PRINCIPES ACTIFS DE LA GARANCE

par M. W. RUSSELL

La Garance (*Rubia tinctorum L.*) est comme on sait une plante de la famille des Rubiacées, originaire de l'Orient et cultivée à cause de ses parties souterraines qui desséchées et pulvérisées fournissent une belle couleur rouge très usitée dans la teinture, mais cependant moins employée maintenant depuis la découverte des couleurs d'aniline. Cette matière tinctoriale est composée essentiellement d'*alizarine* et de *purpurine* — l'alizarine du commerce renferme environ 30 0/0 de purpurine Avec ces corps on rencontre d'autres substances colorantes telles que la *pseudopurpurine*, l'*hydrate de purpurine* et la *xanthopurpurine* qui donnent une coloration moins stable que la purpurine et surtout que l'alizarine (1).

L'alizarine, la purpurine et ses analogues ne sont que partiellement libres dans les organes vivants : ils se trouvent engagés dans une combinaison glucosique, l'acide ruberythrinique ($C^{20} H^{22} O^{11}$). Ce glucoside par l'action des acides et des alcalis, ainsi que sous l'influence d'un ferment *(érythrozyme)* contenu dans la Garance se décompose en glucose, alizarine, purpurine, pseudopurpurine etc. L'acide ruberythrinique colore en jaune le suc cellulaire de tous les organes souterrains.

En outre de ce principe, la Garance renferme un glucoside incolore, la *chlorogénine* ou *acide rubichlorique*, qui par ébullition avec les acides minéraux étendus se dédouble en glucose et en un produit vert bleuâtre insoluble. La chlorogénine serait d'après Wiesner un corps voisin des tanins (2).

---

(1) L'alizarine peut être obtenue artificiellement par oxydation de l'anthracène ; on transforme l'alizarine en purpurine, en la chauffant vers 160° avec un mélange d'acide sulfurique concentré et de bioxyde de manganèse.

(2) Dictionnaire de Wurtz : Articles Alizarine, Garance, Purpurine. — A. Masclef : *Atlas des plantes de France*, p. 126, Paris. — J. Wiesner : *Die rohstoffe des Pflanzenreiches*, pp. 538-548. Leipzig, 1903.

Il m'a paru intéressant de rechercher comment se répartissent les acides ruberythrinique et rubichlorique et quel est leur rôle biologique probable.

LOCALISATION DE L'ACIDE RUBERYTHRINIQUE. — L'acide ruberythrinique s'observe facilement dans les coupes sans avoir recours à aucun réactif, cependant lorsqu'il est en faible quantité on peut le mettre en évidence en plaçant les préparations en présence de vapeurs ammoniacales, le contenu cellulaire prend alors une coloration rouge-pourpre. L'ammoniaque liquide, de même que la potasse en solution aqueuse ou alcoolique ne peuvent être employés car ils produisent une diffusion rapide du principe coloré qui ne tarde pas à imprégner les membranes cellulaires — ce qui ne manque pas de conduire à des interprétations erronées (1).

L'acide ruberythrinique ne se montre que dans les parties de la plante soustraites à l'action de la lumière, c'est par conséquent dans les rhizomes et les racines qu'on doit le rechercher.

Dans les organes en voie d'évolution, c'est toujours à une certaine distance du sommet que se manifestent les premières traces du principe actif. Celui-ci fait son apparition dans les cellules de la périphérie de l'écorce et envahit tout le parenchyme cortical et même la plupart des cellules du péricycle. La moelle de la tige (2) ainsi que le parenchyme ligneux de la tige et de la racine n'en recèlent que beaucoup plus tard. Le liber tant qu'il est jeune ne contient pas d'acide ruberythrinique, mais à mesure qu'il avance en âge les éléments les premiers formés en emmagasinent peu à peu ; dans les organes âgés, alors que l'écorce a été complètement exfoliée c'est dans le liber secondaire et le phelloderme que s'accumule le principe coloré (3). Ces deux tissus et particulièrement le liber prennent un très grand développement, aussi la teneur en acide ruberythrinique va-t-elle sans cesse en augmentant avec l'âge.

---

(1) C'est ainsi que dans un excellent recueil de M. Jadin (*Du siège des principes médicamenteux dans les végétaux*, p. 114). on lit à propos de la localisation de l'acide ruberythrinique la phrase suivante : « Le glucoside se trouve dans le suc cellulaire des jeunes racines, dans les racines âgées alors qu'elles sont encore vivantes, c'est la membrane qui contient l'acide ruberythrinique.

(2) La racine est dépourvue de moelle.

(3) L'assise génératrice subero-phelloïdermique est dans la tige comme dans la racine d'origine péryciclique, aussi, dans les organes âgés, la démarcation entre le phelloderme et le liber secondaire est assez difficile à établir.

Les écailles que portent les tiges souterraines ont leur parenchyme gorgé d'acide ruberythrinique ; elles en renferment déjà dans le bourgeon un peu avant leur épanouissement.

Les bourgeons dormants sont riches en acide ruberythrinique, le principe ne fait défaut que dans le méristème terminal et les cordons procambiaux.

Lorsque les tissus entrent en dégénérescence l'acide ruberythrinique se dédouble spontanément soit par oxydation, soit par l'action de l'érythrozyme et le contenu cellulaire prend peu à peu la coloration rouge ; à la mort de la cellule le pigment persiste en se fixant sur la membrane, on le rencontre aussi, particulièrement dans le liège, sous forme de granulations amorphes.

La décomposition de l'acide ruberythrinique s'observe de bonne heure dans les feuilles rudimentaires des tiges souterraines ; elle se manifeste dans l'écorce des tiges et des racines un peu avant l'apparition de l'assise génératrice subéro-phellodermique. Dans les organes âgés on constate la présence de pigment dans le parenchyme ligneux, la moelle et parfois aussi dans les thylles qui obstruent les vaisseaux anciens.

Les tiges et les racines desséchées que l'on trouve dans le commerce ne renferment plus que les produits du dédoublement de l'acide ruberythrinique. Ce dédoublement doit probablement s'effectuer d'une manière partielle pendant tout le cours de la vie de la plante, car si l'on contracte par la glycérine le contenu cellulaire de tissus bien vivants on remarque que la paroi interne des cellules offre presque toujours une coloration rouge. Particularité intéressante, les larges tubes criblés du liber jeune renferment souvent au lieu d'acide ruberythrinique un principe rouge pourpre (1) ; on peut provoquer expérimentalement le dédoublement rapide de l'acide ruberythrinique en faisant végéter une plante dans des conditions défavorables : des tronçons de jeune tige souterraine munis de quelques racines ont été placés dans un tube contenant un peu d'eau distillée et laissés à l'obscurité pendant quinze jours ; au bout de ce laps de temps les tiges qui au début de l'expérience étaient de couleur jaune avaient pris une coloration pourpre des plus nettes ; en section on pouvait constater que dans toutes les cellules parenchymateuses, à l'exception d'un petit nombre de cellules de l'endoderme, l'acide ruberythrinique était remplacé par l'alizarine et ses dérivés. Dans le liber l'apparition de l'acide ruberythrinique est dans ce cas difficile à observer, car à peine formé il se dédouble (1), cependant si l'on suit pas à pas les transformations qui s'opèrent on peut constater qu'il y a préalablement formation de ce glucoside dans toutes les cellules libériennes.

---

(1) Ce fait a déjà été signalé par J. Wiesner (loc. cit., p. 54) chez le *Rubia peregrina*.

L'acide ruberythrinique n'étant élaboré que dans les parties souterraines de la Garance et par conséquent dans des organes qui normalement ne possèdent pas de chlorophylle, il m'a paru tout indiqué de chercher si la présence de la chlorophylle est un obstacle à la formation du glucoside. Dans ce but j'ai effectué les expériences suivantes :

1. Des tiges souterraines, après avoir été déterrées, ont été recouvertes de menus branchages, de brindilles, etc., destinées à intercepter partiellement l'accès de la lumière ; ces tiges n'ont pas tardé à émettre des ramifications offrant une légère teinte verte. Les coupes faites dans ces ramifications m'ont montré que la chlorophylle avait apparu dans la moelle, le liber et à la périphérie de l'écorce, particulièrement dans les angles ; l'acide ruberythrinique occupait les cellules de l'écorce profonde et quelques cellules seulement de la périphérie. Dans l'hypoderme on notait la présence de chloroleucites très peu nombreux dans des cellules renfermant une faible quantité d'acide ruberythrinique ; dans les cellules où ce principe était abondant la chlorophylle faisait totalement défaut.

2. Des tiges dirigées de telle façon qu'elles étaient obligées de ramper à la surface du sol ont formé de l'acide ruberythrinique dans la partie tournée vers le sol, alors que la chlorophylle se montrait seule dans les régions éclairées.

3. Des tiges aériennes recouvertes d'une épaisse couche de terre n'ont présenté au bout d'un mois d'enfouissement aucune trace d'acide ruberythrinique.

4. Les tiges souterraines, retirées de l'intérieur du sol et exposées à la lumière, après avoir été quelque temps protégées par un

---

(1) La facilité avec laquelle l'acide ruberythrinique se dédouble dans le liber permet de supposer que le ferment a son siege principal dans les jeunes éléments libériens.

clayonnage (1), forment un peu de chlorophylle lorsqu'elles sont très jeunes mais n'en possèdent pas quand elles sont âgées. Au bout de six semaines de végétation en plein air les jeunes tiges mises en expérience ne renfermaient qu'une infime quantité de chlorophylle dans leur écorce, notamment dans l'hypoderme et dans les angles au-dessous des faisceaux de collenchyme ; la moelle, par contre, était assez riche en chloroleucites. L'acide ruberythrinique s'observait dans presque toutes les cellules de l'écorce, cependant il paraissait avoir éprouvé une légère transformation dans les cellules possédant des chloroleucites, car au lieu de se colorer en rouge par l'ammoniaque il prenait un ton orangé. Dans un grand nombre de cellules de l'écorce et même dans quelques cellules libériennes le glucoside était mélangé à du pigment rouge. Dans les tiges âgées l'acide ruberythrinique avait disparu en grande partie pour faire place à des matières pigmentaires rouges.

Il résulte de ces expériences que la chlorophylle et l'acide ruberythrinique semblent s'exclure réciproquement, peut-être est-il permis de conclure de là que l'acide ruberythrinique se forme aux dépens de certaines substances plastiques qui à la lumière engendreraient le pigment chlorophyllien ?

Quoi qu'il en soit, *l'acide ruberythrinique, par suite de son abondance dans les parenchymes vivants et à cause de la facilité avec laquelle il paraît se dédoubler ne peut être considéré comme un simple déchet de l'organisme, et doit être envisagé comme une substance utilisable pendant le cours de la végétation.*

LOCALISATION DE LA CHLOROGÉNINE. — La chlorogénine se reconnaît facilement dans les coupes lorsqu'on chauffe celles-ci en présence d'acide sulfurique étendu d'eau (2) ; les cellules à chlorogénine prennent une belle coloration vert-bleuâtre persistant fort longtemps.

La chlorogénine se rencontre aussi bien dans les organes aériens que dans les organes souterrains ; son lieu d'élection est le liber, mais on en trouve en quantité variable selon l'âge dans tous les autres tissus parenchymateux. Les tiges aériennes adultes n'en renferment que dans le liber et à la périphérie de la moelle ; les bourgeons en contiennent jusqu'au voisinage de leurs points végétatifs. Il est à noter que la teneur en chlorogénine s'affaiblit notablement dans le procambium et les cellules du méristème terminal ; dans ces régions la faible coloration verdâtre que prend le glucoside en contact avec l'acide sulfurique est rapidement masquée par une teinte violet-rougeâtre qui se manifeste encore dans les coupes après un séjour de 24 heures dans l'alcool tartrique (1).

---

(1) Cette opération préliminaire est indispensable, car les tiges déterrées, soumises trop tôt à une vive insolation, ne tardent pas à périr.

(2) J'ai également employé avec succès l'acide sulfosélénique légèrement chauffé.

La chlorogénine s'accumule en quantité considérable dans l'albumen des graines ; la plantule à la germination en possède davantage dans les cotylédons que dans l'axe.

Dans les parties souterraines, la chlorogénine se trouve mêlée à l'acide ruberythrinique, bien qu'en général ce sont les tissus les plus pauvres en acide ruberythrinique qui offrent le maximum de chlorogénine. La chlorogénine fait défaut dans les cellules envahies par le pigment rouge issu de la transformation de l'acide ruberythrinique, elle disparaît peu à peu des tissus en voie de dépérissement et à la mort de la plante il n'en reste plus trace dans les cellules.

La chlorogénine est sans nul doute un aliment de la Garance, aliment probablement de première nécessité, puisqu'il constitue la majeure partie des réserves de la graine.

---

(1) Cette coloration qui se montre aussi à la longue dans l'albumen des graines et dans quelques cellules libériennes, paraît appartenir aux substances protéiques : certaines matières albuminoïdes (peptone, légumine, etc.), traitées à chaud par l'acide sulfurique hydraté, prennent une coloration violet-pourpre qui se rapproche assez de celle observée chez la Garance.

LE SYSTÈME RADICULAIRE
DE L'*EUPHORBIA INTISY*

par MM **Marcel DUBARD** et **René VIGUIER**

C'est en 1899, dans un article intitulé « Le Caoutchouc sur la côte est de Madagascar (1) » que Prudhomme, directeur de l'agriculture dans cette colonie, appela l'attention des botanistes sur l'*Intisy* ou *Caoutchouc Antandroy*, que Drake del Castillo étudia morphologiquement l'année suivante et nomma *Euphorbia Intisy* (2).

Cette plante n'existe que dans la partie la plus méridionale de Madagascar ; elle caractérise une région désertique de grande surface s'étendant de Tulear jusqu'à 60 kilomètres de Fort Dauphin, entre 20° de latitude sud et le cap Ste-Marie, d'une part et, d'autre part, entre 43° de longitude est et la côte du pays Mahafaly ; le sol de toute cette région, formé de roches métamorphiques est couvert d'une végétation très spéciale qui a reçu le nom de *brousse à Intisy*.

« Cette brousse, dit Prudhomme, présente sur une grande étendue un aspect d'une uniformité remarquable ; elle est surtout caractérisée par la présence de végétaux presque entièrement dépourvus de feuilles, chez lesquels les fonctions respiratoire et chlrorophyllienne sont surtout exercées par les jeunes rameaux. Toutes ces plantes sont également remarquables par leurs moyens de défense contre la sécheresse ; elles possèdent au plus haut degré la faculté de profiter des moindres pluies et des plus petites traces d'humidité en emmagasinant de l'eau dans leurs branches, dans leurs feuilles ou même dans leurs racines, qui sont souvent garnies de gros renflements jouant le rôle de réservoirs ; d'autre part, l'évaporation y est réduite au minimum par l'existence d'un enduit cireux très mince qui recouvre les branches, les rameaux et les feuilles d'une enveloppe protectrice. »

---

(1) *Revue de Madagascar*, décembre 1899.

(2) Drake del Castillo : *Note sur l'Intisy de Madagascar*. (*Bull. du Mus. d'Hist. nat.*, n° 5, 1900).

La brousse à Intisy est formée surtout d'une association de Cactées et d'Euphorbiacées fournissant des latex plus ou moins résineux. L'*Euphorbia Intisy* seule a été signalée jusqu'à présent comme productrice d'un caoutchouc utilisable. C'est un petit arbre de 6 à 7 mètres de haut, de port irrégulier, dont les rameaux verts portent à leur extrémité 2 ou 3 petites feuilles scarieuses, rudimentaires, tombant de très bonne heure et ne paraissant pas d'une grande utilité pour la plante.

Le système radiculaire est très développé et donne naissance à un grand nombre de renflements de la taille moyenne d'un œuf de poule qui constituent pour la plante autant de *réservoirs aquifères*; les indigènes connaissent depuis longtemps cette particularité et lorsqu'ils viennent à manquer d'eau, ils aspirent le liquide sucré que contiennent ces tubercules. pour se désaltérer.

Jusqu'à présent les matériaux relatifs à l'*Intisy* étaient très rares en Europe et aucune étude n'avait été tentée sur le développement de ses tubercules radicaux; M. Fron ne disposant que de documents incomplets n'avait pu fournir que quelques renseignements sur l'anatomie de la tige et des feuilles et quelques données assez vagues sur la structure des racines (1).

Vers la fin de 1903 des échantillons vivants d'*Euphorbia Intisy*, ayant été adressés par le gouvernement général de Madagascar au Jardin Colonial, furent mis en végétation dans les serres de cet établissement ; les boutures donnèrent naissance au bout de quelques mois à des racines qui présentèrent bientôt tous les stades de différenciation et nous permirent de suivre le développement des tubercules ; ce sont les premiers résultats de ces recherches que nous avons consignés dans une note à l'Académie des Sciences (2) et que nous nous proposons de compléter aujourd'hui.

Le système radiculaire de l'Intisy est constitué par deux sortes de racines :

1° Les racines tuberculeuses ou aquifères présentant une série de renflements ovoïdes, disposés en chapelets et séparés par des régions cylindriques plus ou moins longues d'un diamètre très inférieur à celui des tubercules adultes; la partie la plus jeune de ces racines porte des tubercules à divers stades de leur différenciation, de sorte qu'en remontant de l'extrémité vers la base d'une racine, on peut suivre pas à pas l'évolution des renflements.

---

(1) Fron : *Note sur l'*Euphorbia Intisy (*Journal de Botanique*, XIV, juin 1900).

(2) Dubard et Viguier : *Sur l'Anatomie des tubercules d'Euphorbia Intisy* C. R. A. S. ; 25 Juillet 1904.

2° Les racines non tuberculisées auxquelles est dévolue la fonction habituelle d'absorption; ces racines sont cylindriques, restent généralement grêles et se cassent avec la plus grande facilité.

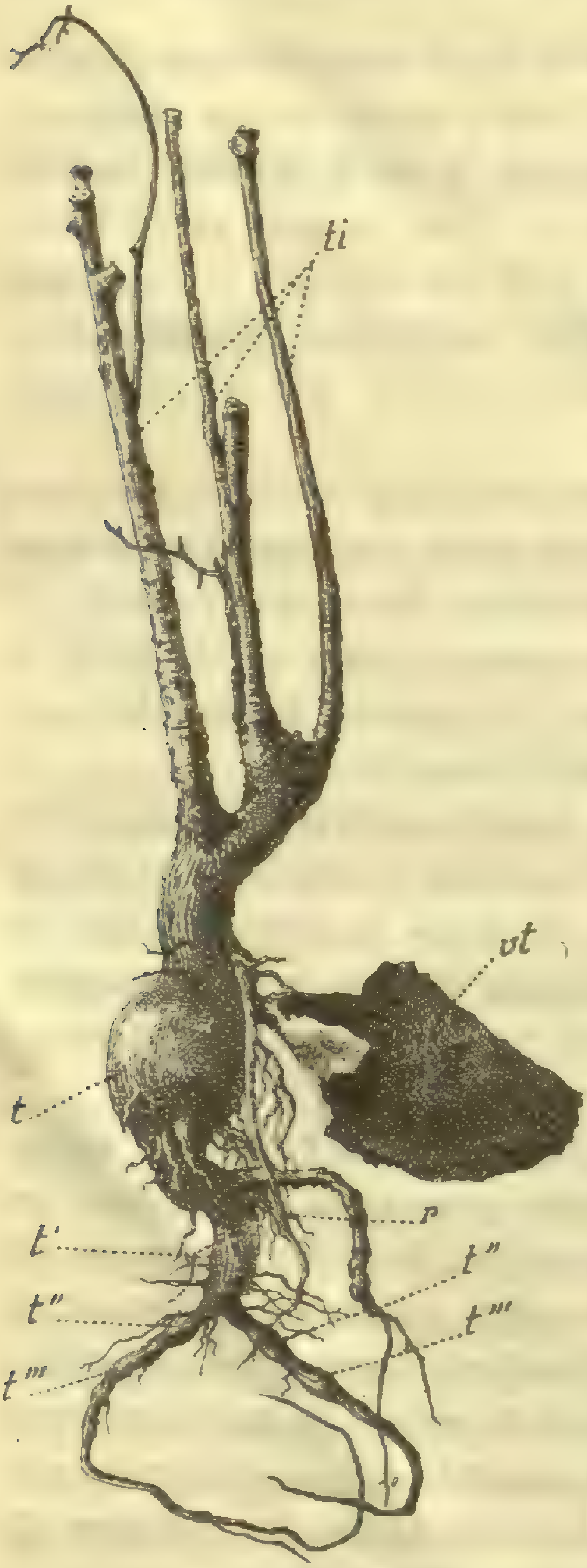


Fig. 1. — Un jeune pied d'*Euphorbia Intisy*. — *ti*, tiges; *t*, tubercule adulte; *t'*, *t''*, *t'''*, tubercules à divers stades de leur développement; *ct*, vieux tubercule, vide et réduit à sa paroi; *r*, racines absorbantes. 1/2 grandeur naturelle.

I. Structure primaire des racines.

On peut se demander à priori, si la différenciation définitive des racines en racines à renflements et racines absorbantes ne correspond pas à une différence originelle dans la structure des jeunes radicelles, en un mot s'il n'y a pas un dimorphisme absolu dans le système radical. Pour résoudre cette question, le procédé paraissant le plus simple aurait consisté à comparer les régions terminales d'une racine portant des tubercules et d'une racine absorbante toutes deux en voie de croissance, de façon à suivre de part et d'autre la formation des méristèmes et les premiers stades de leur différenciation; mais, s'il est déjà assez difficile d'obtenir l'extrémité d'une racine absorbante, à cause de la fragilité de ces organes, il nous a été absolument impossible de trouver sur nos échantillons la région terminale d'une racine ayant déjà différencié des tubercules.

Nous avons alors examiné, faute de mieux, les très jeunes racines mesurant de 1 à 2$^{\text{mm}}$, qui apparaissaient sur les vieux tubercules et nous avons pu ainsi nous rendre compte de la structure primaire; dans un cas seulement nous avons trouvé à l'extrémité d'une radicelle un petit renflement qu'on pouvait considérer comme l'ébauche d'un tubercule futur ; mais ce cas paraît être tout à fait exceptionnel et d'une manière générale nous pensons que rien n'indique extérieurement dans la région de croissance si l'on a affaire à une portion devant fournir un tubercule ou devant au contraire conserver une forme cylindrique,

Une coupe transversale pratiquée à l'extrémité d'une jeune radicelle (fig. 2), montre à l'intérieur d'une assise subéreuse *as* nettement différenciée, une écorce *e* d'une épaisseur égale au moins au tiers du diamètre total, constituée par des cellules isodiamétriques, arrondies, dont la taille décroît progressivement de la périphérie jusqu'au cylindre central ; ces cellules laissent entre elles de petits méats et ne présentent qu'un alignement radial fort imparfait, même dans la région interne de l'écorce, l'endoderme est peu net. Le cylindre central, d'un diamètre égal tout au plus au tiers du diamètre total, présente 6 faisceaux libériens *lp* alternant avec 6 petits faisceaux ligneux *bp* formés chacun de 2 à 5 vaisseaux ; le centre de la racine est occupé par une trentaine de cellules non différenciées constituant ce que nous appellerons le *tissu axial t.a.*, pour ne rien préjuger sur l'existence d'une véritable moelle dans la racine.

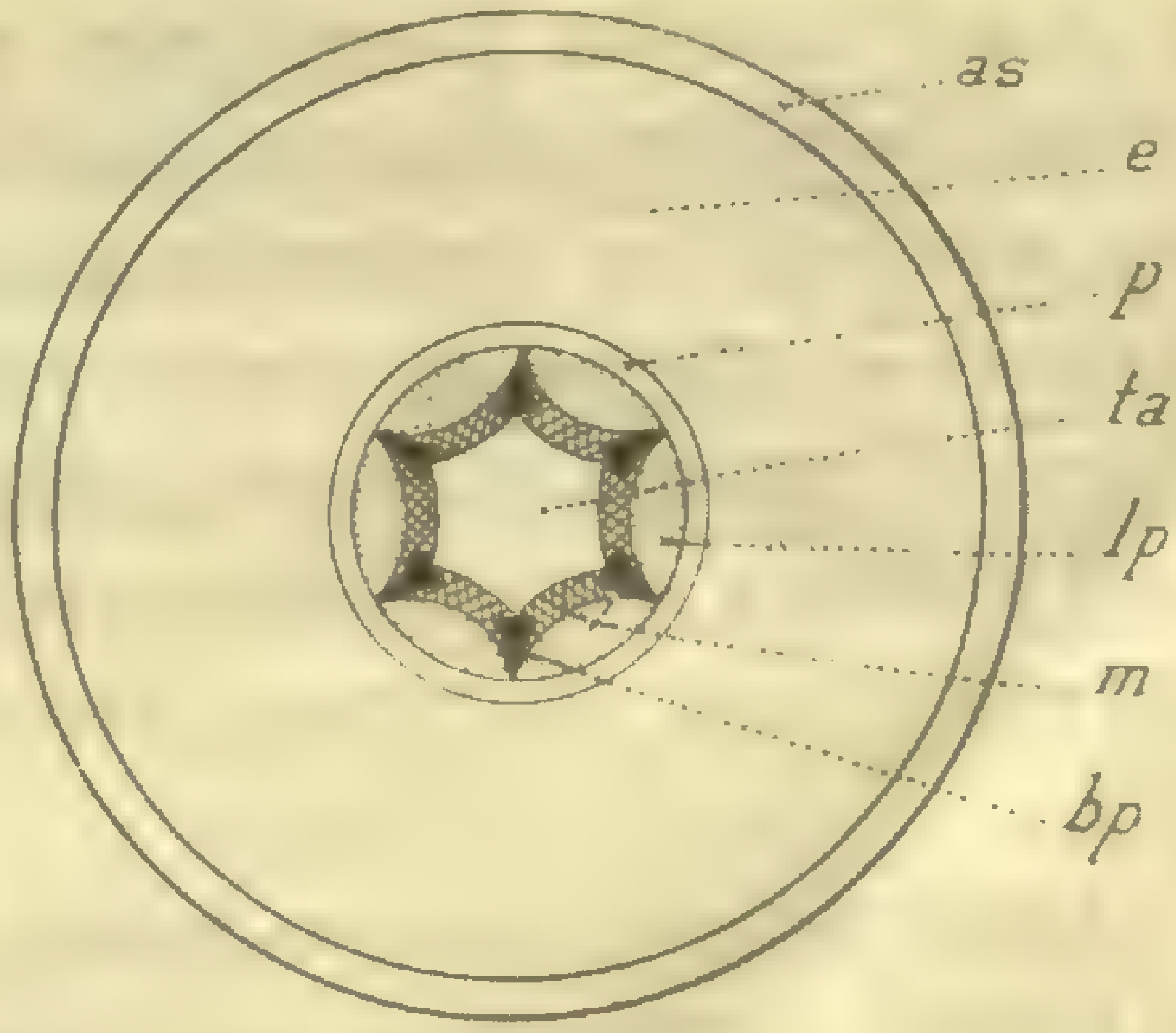


Fig. 2. — Structure primaire de la racine. — *as*, assise subéreuse ; *e*, écorce primaire ; *p*, péricycle ; *bp*, faisceau du bois primaire, *lp*, faisceau du liber primaire ; *m*, métaxylème ; *ta*, tissu axial ; gr. 98.

On peut, dès le stade primaire, constater des variations dans la différenciation des éléments du bois primaire, suivant les racines auxquelles on s'adresse et la région où sont pratiquées les coupes; c'est ainsi que dans certaines préparations les six faisceaux ligneux sont déjà nettement formés, constitués chacun par une file d'au moins 4 vaisseaux à paroi lignifiée; dans d'autres préparations au contraire, les files ligneuses primaires sont formées d'éléments moins différenciés: on y rencontrera, par exemple, 2 vaisseaux seulement, les autres cellules de la file ayant conservé sensiblement leur forme initiale et leur paroi cellulosique à peine plus épaissie que celle des cellules voisines; il arrive même fréquemment qu'un des faisceaux ligneux ne se différencie point, sa place étant tout au plus marquée par un certain alignement des cellules dans le sens radial.

Cette différenciation plus ou moins marquée des éléments ligneux primaires n'est point fortuite; elle est en relation avec la différenciation postérieure que doit acquérir le segment de racine considéré; dans les racines absorbantes et dans les espaces qui séparent les renflements chez les racines tuberculisées, on observe en effet un développement beaucoup plus considérable des faisceaux ligneux primaires; dans les régions renflées, ces éléments sont toujours moins différenciés et souvent il est impossible de retrouver trace de certains faisceaux, comme nous le verrons plus loin.

L'examen de racines âgées, tuberculisées ou non, permet de se rendre compte de la corrélation qui existe entre le développement des éléments vasculaires primaires et le sort ultérieur de la racine et fournit une interprétation indubitable des variations observées chez les jeunes radicelles; dans le cas unique, où nous avons constaté la tubérisation de l'extrémité en croissance, nous avons d'ailleurs pu remarquer la faible différenciation des vaisseaux ligneux et l'avortement complet de l'un d'eux; en revanche, le métaxylème était des plus précoces et se dessinait déjà avec netteté, autour du tissu axial.

En résumé, il n'y a pas de différence essentielle au point de vue de la structure primaire entre les racines à tubercules et les racines absorbantes; on peut même dire que les espaces qui séparent les renflements chez les premières sont anatomiquement comparables aux secondes ; seulement dans les racines à tubercules, il se produit une certaine variation dans la différenciation des méristèmes, suivant que l'extrémité en croissance correspond à un renflement ou à un segment séparant deux renflements ; cette variation ne se traduit guère à notre avis qu'en ce qui concerne les faisceaux ligneux ; elle aboutit à une différenciation moindre ou même nulle pour certains faisceaux dans les régions qui doivent se tuberculiser ; elle peut porter également sur d'autres tissus, mais d'une façon bien moins appréciable ; la lignification même des éléments ligneux est évidemment influencée par la plus ou moins grande abondance d'eau dans les tissus voisins et constitue comme une sorte de réactif de la différenciation générale des tissus.

II. Structure d'un tubercule.

Si l'on sectionne un tubercule adulte, on constate que la plus grande partie de sa masse est formée par un tissu mou, spongieux, gorgé d'eau. La paroi, qui entoure ce tissu, atteint au plus 1/10 du diamètre total ; elle est constituée par trois couches qu'on peut distinguer à l'œil nu : une couche externe brune, rugueuse, formée par le liège ; une couche moyenne blanchâtre, riche en laticifères, qui correspond à la fois au liber secondaire et au phelloderme (l'assise suberophellodermique est d'origine péricyclique) ; une zone interne brun clair qui représente la partie la plus jeune du bois secondaire, celle où les vaisseaux sont encore groupés en formation compacte.

Toute la partie centrale du tubercule (fig. 3), c'est-à-dire le tissu spongieux, est formée de grandes cellules à parois minces *pg.* cellulosiques, parsemées d'îlots *il* constitués chacun par quelques petits vaisseaux ligneux. Le trajet de ces vaisseaux est tout ce qu'il y a de plus irrégulier : une coupe perpendiculaire à l'axe du tubercule rencontre les uns transversalement, d'autres obliquement, d'autres dans le sens longitudinal, de sorte que les îlots semblent contracter entre eux un grand nombre d'anastomoses ; enfin les grandes cellules qui forment la masse du tissu sont rarement isodiamétriques, elles sont irradiées autour des îlots vasculaires et semblent comme tendues entre les éléments ligneux ; toute la région centrale du tubercule paraît homogène à l'œil et offre la même structure.

Le liège, qui recouvre le tubercule est formé d'éléments tabulaires à parois minces ; le vieux liège se crevasse sous la poussée des éléments internes etreste adhérent un certain temps sous forme de lambeaux écailleux dont les bords se redressent vers l'extérieur en dessinant une sorte de coupe.

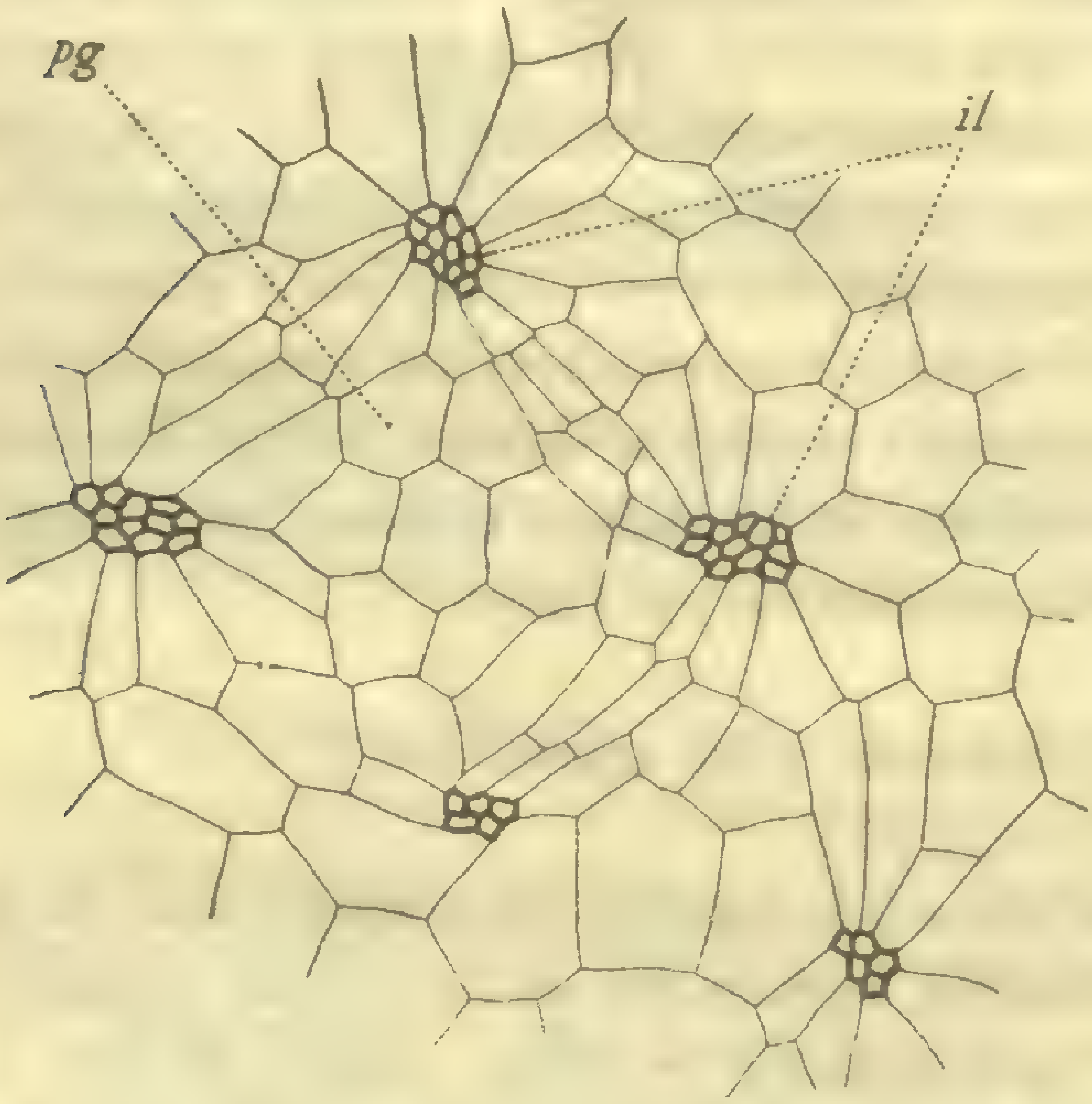


Fig. 3 — Aspect général du tissu aquifère. — *pg*, parenchyme général ; *il*, îlots vasculaires ; gr. 140.

Le phelloderme est constitué par des cellules qui se sont allongées tangentiellement pour suivre le développement du cylindre central et se subdivisent çà et là par des cloisons de direction radiale ; on y rencontre de très nombreux laticifères, si bien que la section d'un échantillon conservé dans l'alcool montre un phelloderme entièrement blanc qui semble formé d'une masse de caoutchouc coagulé.

Les cellules phellodermiques ne contiennent ni mâcles, ni cristaux ; en revanche beaucoup renferment de l'amidon ; celui-ci se présente sous forme de petits grains plus ou moins sphériques ou ovoïdes dont le hile est punctiforme et dont les stries apparaissent peu nettement ; les grains doubles sont nombreux, on observe aussi quelques grains quadruples.

III. Développement d'un tubercule.

Reprenons notre racine au stade primaire et suivons le développement d'une région appelée à fournir un tubercule.

Bientôt aux faisceaux ligneux primaires vient s'ajouter un abondant métaxylème, en même temps que les cellules du tissu axial grandissent considérablement. Si l'on examine à ce moment le contenu de ces cellules, on observe l'existence d'une énorme vacuole centrale entourée seulement d'une mince bande de protoplasma tapissant la paroi ; le noyau déjeté à la périphérie de la cellule ne fixe plus que faiblement les colorants ; dès ce moment, les cellules ont perdu presque toute vitalité ; il leur est devenu impossible de se multiplier ; elles continueront à grandir, en même temps que de nouvelles quantités d'eau s'accumuleront dans leur vacuole centrale, cette croissance étant accompagnée d'un amincissement progressif de la paroi qui reste toujours cellulosique.

De bonne heure, les formations secondaires entrent en jeu ; les assises génératrices subérophellodermique et libéro-ligneuse se constituent à peu près simultanément ; la première est profonde et apparaît dans le péricycle ; le liber secondaire et le phelloderme sont donc en contact direct et il devient rapidement assez difficile de saisir la limite précise des deux tissus.

L'assise libéroligneuse différencie beaucoup plus de bois que de liber ; le bois secondaire forme bientôt dans son ensemble six gros faisceaux, alternant avec les faisceaux primaires et séparés les uns des autres par de larges rayons de parenchyme que nous appellerons *rayons principaux* ; ces rayons correspondent aux faisceaux ligneux primaires et marquent leur place lorsque certains de ceux-ci sont demeurés indifférenciés. Dans chaque faisceau, les vaisseaux sont alignés en file radiale, séparées par des files parenchymateuses généralement simples, que nous nommerons *rayons secondaires* ; les files de vaisseaux présentent d'ailleurs en divers points des cellules non lignifiées.

La tubérisation commence en général au moment où s'établissent les assises génératrices ; elle débute par le développement du tissu axial dont les cellules se distendent considérablement, comme nous l'avons expliqué plus haut ; le phénomène atteint rapidement l'anneau formé par le bois secondaire (fig. 4). Les cellules des rayons principaux grandissent les premières, en s'allongeant beaucoup dans le sens tangentiel ; ces rayons prennent alors une sorte d'aspect scalariforme par suite de l'allongement parallèle de leurs cellules, d'autant plus accusé que celles-ci sont plus rapprochées du centre de la racine.

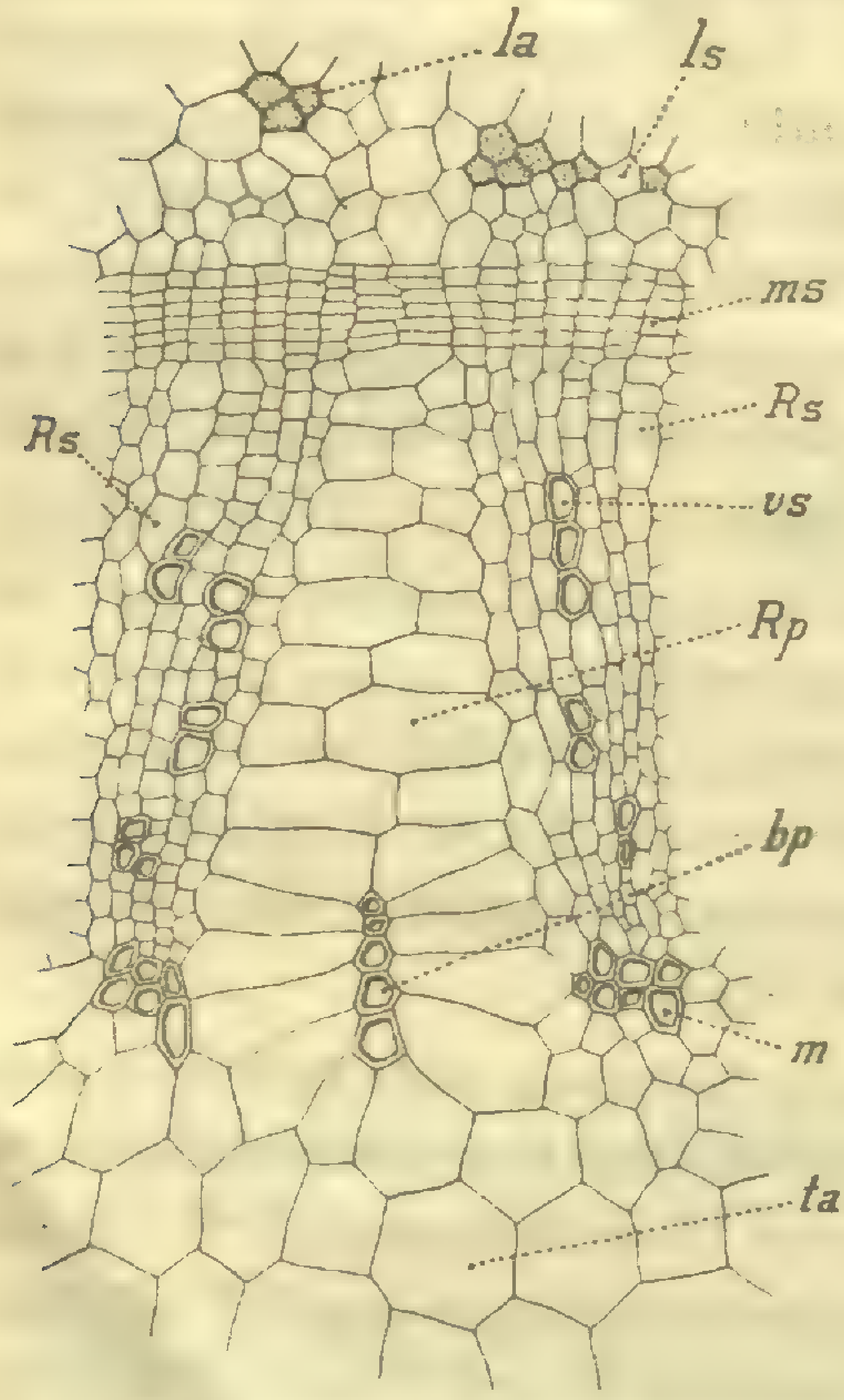


Fig. 4. — Accroissement des rayons principaux au commencement de la tubérisation. — *la*, laticifères ; *ls*, liber secondaire ; *ms*, méristème secondaire ; *Rp*, rayon principal ; *Rs*, rayons secondaires ; *bp*, faisceau du bois primaire ; *m*, métaxylème ; *vs*, vaisseaux du bois secondaire ; *ta*, tissu axial ; gr. 215.

Nous avons vu en étudiant la structure primaire, que d'une façon normale un des faisceaux ligneux restait indifférencié dans une région devant se tubériser ; ce faisceau est esquissé au début cependant par un certain alignement des cellules et aussi par un léger épaississement des parois qui restent cellulosiques ; pendant la tubérisation, les cellules du faisceau peu différencié grandissent comme celles des rayons principaux, sont le siège des mêmes phénomènes et deviennent absolument méconnaissables ; c'est ce qui explique que M. Fron, ne disposant que de racines adultes, ait décrit une structure primaire à cinq faisceaux ; mais, dans tous les cas, la subdivision du bois secondaire en six pointes séparées par de larges rayons de parenchyme témoigne toujours de la structure originelle.

Ensuite, le phénomène de tubérisation atteint à leur tour les rayons secondaires et l'on assiste à une dislocation des gros faisceaux ligneux secondaires ; d'abord les files de vaisseaux s'écartent en conservant leur alignement radial ; puis les cellules parenchymateuses intercalées entre les groupes de vaisseaux dans chaque file étant elles-mêmes le siège d'une croissance considérable et irrégulière, ces files se brisent et se résolvent en petits groupes de vaisseaux, séparés par les énormes cellules du parenchyme environnant.

Il résulte de tous ces phénomènes un éparpillement des vaisseaux primaires, de ceux du métaxylème et du bois secondaire en îlots disséminés au milieu d'un tissu parenchymateux général gorgé d'eau, provenant soit du tissu axial, soit des rayons principaux ou secondaires, soit des cellules non lignifiées des files vasculaires, tissu dont toutes les cellules ont la même évolution cytologique et deviennent rapidement dans l'impossibilité de se cloisonner. L'ensemble présente à l'œil un aspect homogène, et, à ce stade, on ne peut plus guère se rendre compte de l'origine exacte d'un élément déterminé.

Les vaisseaux sont tendus dans la masse comme de véritables cordages et forment en définitive un réseau dont les mailles sont occupées par les éléments aquifères ; c'est ce qui explique leur direction si variable et les apparentes anastomoses entre les paquets vasculaires.

La dissémination des vaisseaux dans la masse du tissu aquifère est certainement une disposition très favorable à la plante, pour l'utilisation de ses réserves d'eau, lorsque le besoin s'en fait sentir ; il y a en somme constitution d'une sorte de système absorbant interne capable de remplacer le système radiculaire, pendant les périodes de sécheresse.

Pendant toute la durée du développement d'un tubercule, l'assise génératrice libéroligneuse continue à fonctionner activement, mais les éléments lignifiés du bois sont toujours peu abondants ; ce n'est guère qu'au moment où la taille définitive est près d'être atteinte et où l'activité de l'assise génératrice diminue brusquement, que la lignification s'étend à la plupart des nouvelles cellules différenciées du côté interne, constituant cette sorte d'anneaux ligneux, couche dure et brune que nous avons signalée, en décrivant la paroi.

Les cellules du liber secondaire conservent toujours leur différenciation normale, sans contribuer aucunement à la formation du parenchyme aquifère ; obligées de réagir contre la pression provenant du développement des tissus internes, certaines d'entre elles subissent une élongation dans le sens tangentiel, avec apparition de cloisons radiales ; il en est ainsi également pour les cellules du phelloderme qui présentent souvent vers l'extérieur de la racine une légère et irrégulière lignification.

Si l'on pratique une série de coupes transversales, depuis la région équatoriale jusqu'au pôle d'un tubercule, on constate qu'à mesure qu'on se rapproche de celui-ci, l'épaisseur de l'anneau ligneux compact, qui limite intérieurement la paroi, augmente; au pôle même, c'est-à-dire à l'endroit où la racine reprend une forme cylindrique, la lignification s'étend non seulement à tout le bois secondaire, mais même au tissu axial, jusqu'au centre de l'organe.

Il nous reste enfin à dire un mot du sort des tubercules âgés; après que ceux-ci ont abandonné à la plante une partie de leur réserve d'eau, lorsqu'ils commencent à se flétrir, leur paroi fendillée laisse la voie libre aux agents destructeurs et surtout aux bactéries ; le parenchyme aquifère est rapidement attaqué et disparaît peu à peu ; seule la paroi subsiste, surtout dans les régions avoisinant les pôles, où la couche ligneuse est plus épaisse. De nouvelles racines prennent alors naissance sur ces vieux tubercules, quelques-unes d'entre elles fourniront de nouveaux renflements ; elles partent surtout de la base du vieux tubercule et sont groupées d'une façon très irrégulière ; elles sortent aussi bien à l'intérieur qu'à l'extérieur et il n'est pas rare de trouver des racines déjà tuberculisées dans la cavité même d'un renflement, dont le tissu aquifère a disparu.

IV. Structure définitive des racines absorbantes

La structure primaire, caractérisée comme nous l'avons expliqué précédemment, est bientôt suivie de l'apparition d'un abondant métaxylème dans la région périphérique du tissu axial (fig. 5) ; les cellules centrales de ce tissu cessent à ce moment de s'accroître et leurs parois se lignifient ; toute la région centrale de la racine est donc lignifiée ; l'assise génératrice libéroligneuse différencie une proportion de liber plus considérable que chez les racines tubérisées ; le bois secondaire forme toujours 6 grosses pointes séparées par de larges rayons parenchymateux ; mais chacun de ces faisceaux secondaires est beaucoup plus riche en vaisseaux qui forment des files continues ; les rayons secondaires se lignifient très rapidement et les rayons principaux eux-mêmes deviennent un peu plus tard sclérenchymateux ; les cellules de ces rayons présentent un certain allongement dans le sens radial, au lieu que, chez les racines tubérisées, elles atteignaient leur plus grande dimension dans le sens tangentiel.

L'assise subérophellodermique est toujours péricyclique et se comporte de la même façon que dans les autres racines. Sur les racines à renflements, les espaces qui séparent les tubercules sont comparables au point de vue des formations secondaires aux racines absorbantes.

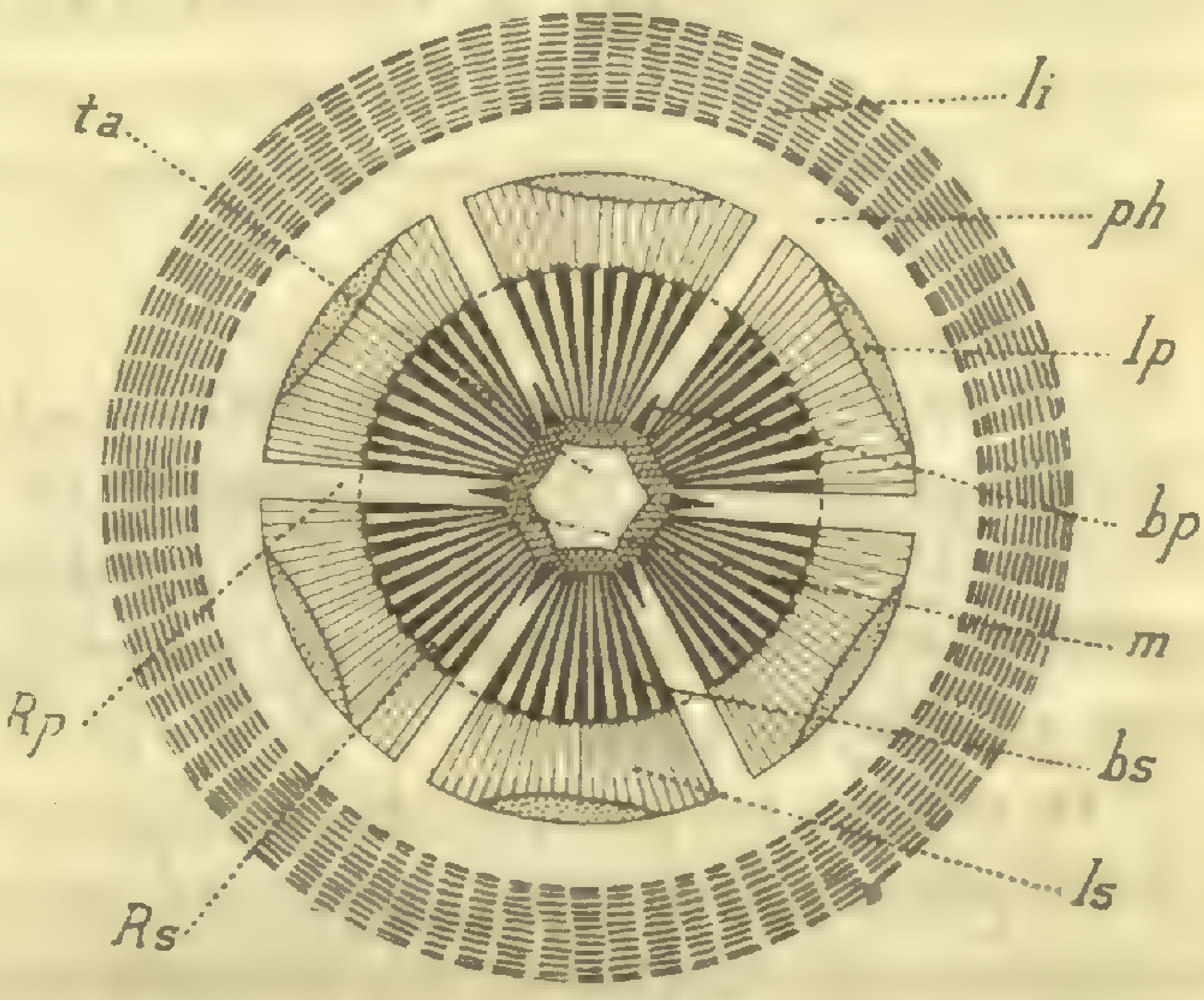


Fig. 5. — Structure secondaire d'une racine absorbante. — *li*, liège ; *ph*, phelloderme ; *lp*, liber primaire ; *ls*, liber secondaire : *bs*, bois secondaire ; *bp*, bois primaire ; *Rp*, rayon principal ; *Rs*, rayon secondaire ; *m*, métaxylème ; *ta*, tissu axial ; gr. 55.

V. Résumé.

En Résumé :

1° Les racines qui doivent fournir les tubercules se distinguent de bonne heure des racines absorbantes par une différenciation primaire moins accentuée, mais sans qu'il y ait de dimorphisme originel.

2° Les tubercules résultent d'un développement très considérable du tissu axial et de la majeure partie du tissu ligneux, dont les élements parenchymateux acquièrent des dimensions remarquables et renferment d'énormes vacuoles.

3° La différenciation secondaire des racines absorbantes est normale.

4° Les espaces séparant les tubercules ont une structure définitive comparable à celle des racines absorbantes.

SUR L'HÉTÉROSTYLIE DE LA PULMONAIRE OFFICINALE

par M. Edmond GAIN

Les longueurs du style et de l'étamine, la distance du stigmate à l'anthère, sont très variables, aussi bien chez les Pulmonaires brévistylées que chez les Pulmonaires brévistémonées. En employant la méthode statistique biométrique, portant sur un millier d'échantillons, on s'est proposé :

1° De déterminer l'amplitude habituelle de ces variations.

2° D'établir la forme des polygones de variations (Pearson) et des courbes qui expriment les fréquences relatives des diverses dimensions constatées.

3° D'enregistrer si le type floral, de localités différentes, subit des modifications de races orientées dans un sens déterminé.

On trouvera les résultats détaillés de cette étude, dans un mémoire spécial (Biométrika. Vol. III).

Méthode employée pour établir le polygone de variation. — Dans une localité déterminée on récolte un grand nombre de tiges de Pulmonaires, prises sur des rhizomes éloignés de 2 ou 3 mètres de distance. Sur chaque tige on prélève une fleur complètement épanouie. On mesure très exactement la distance du stigmate à l'anthère, la taille du style et celle de l'étamine. On constate que certaines dimensions sont plus fréquentes et d'autres beaucoup moins. Les chiffres qui expriment la fréquence relative, pour chaque dimension enregistrée, permettent d'établir les polygones de variation. (Voyez fig. 1, 2, 3). Sur la ligne des abcisses on place des points équidistants qui expriment les dimensions en 1/2 millimètres. On élève, en chaque point, des perpendiculaires dont les hauteurs sont proportionnelles aux chiffres qui expriment les fréquences constatées.

Voici les principales conclusions qu'on peut en tirer sur l'hétérostylie de la Pulmonaire officinale :

A. La *distance moyenne* du stigmate à l'anthère est aussi la distance la plus fréquente. Chez les Pulmonaires brévistylées cette distance est plus faible d'un tiers de ce qu'elle est chez les brévistimonées. Pour quatre stations, des environs de Nancy, ces deux valeurs sont respectivement de 3 millimètres 02 et 4 millimètres 45. Elles sont donc entre elles comme 100 est à 147. Les distances extrêmes qui ont été constatées sont 0 et 8 millimètres 1/2 (fig. 1).

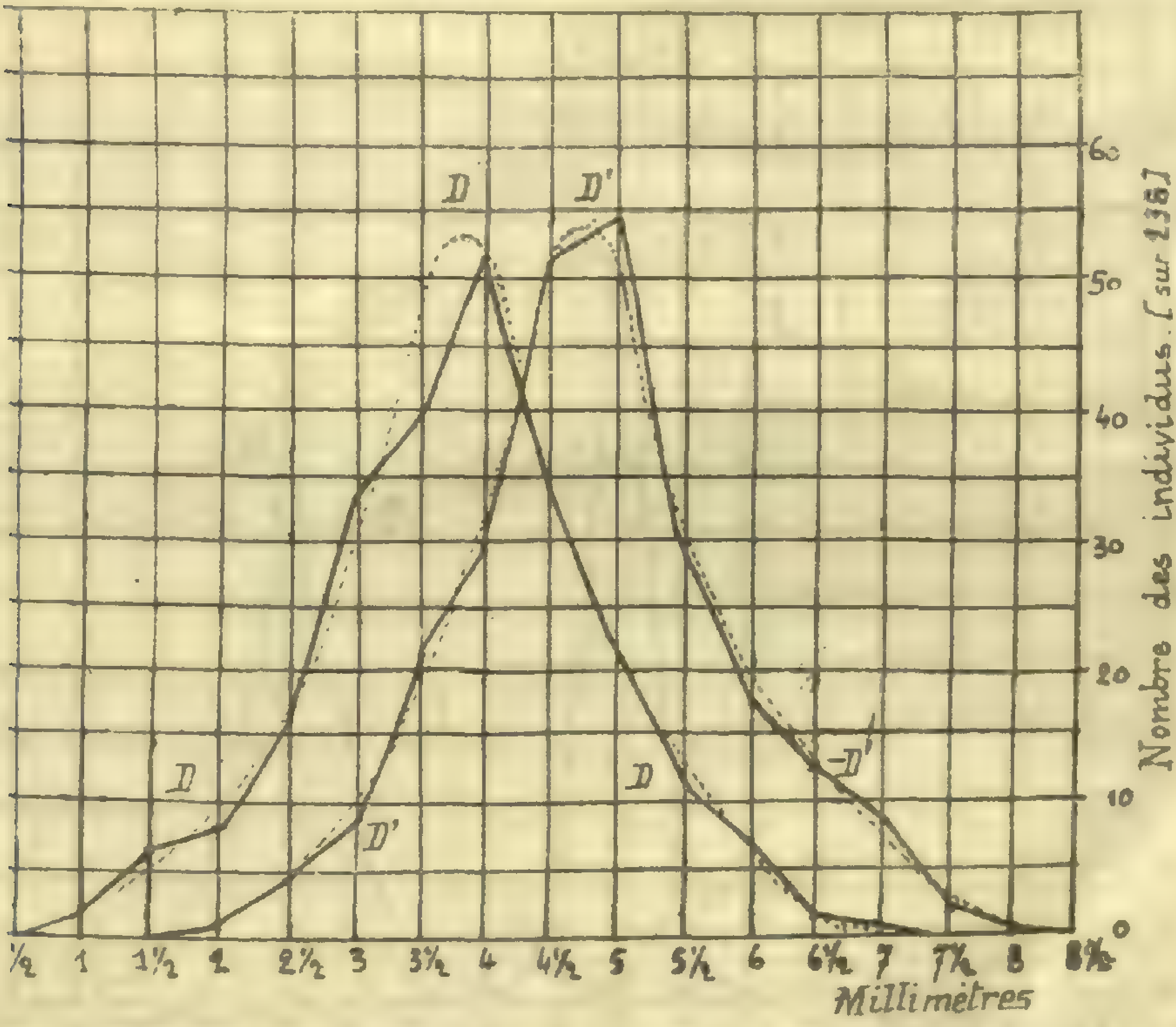


Fig. 1. — *Pulmonaria officinalis* L. — Distance du stigmate à l'anthère (Maxéville 1903) : D, plantes brévistylées; D', plantes brévistimonées. Polygones de variation obtenus avec 238 plantes de chaque sorte, et courbes schématiques correspondantes. Ce sont des courbes binomiales normales, semblables, et d'égale hauteur. Ici, les distances les plus fréquentes sont de D 3^{mm} 1/4 et D' 4^{mm} 1/4; chez certaines races la différence (D'-D) peut atteindre 2 millim.

Dans les diverses stations, les quatre *distances moyennes* ont varié respectivement, suivant les races géographiques locales, de 2 millim. 74 à 3 millim. 84 pour les brévistylées, et de 3 millim. 66 à 4 millim. 80 pour les brévistémonées : l'hétérostylie est donc plus ou moins accusée chez les divers individus et chez les diverses races. Sur 1000 individus on a même trouvé une plante brévistylée où la distance du stigmate à l'anthère était presque nulle. Mais ce cas extrême ne correspond pas du tout à une troisième forme fixée de fleurs de Pulmonaires. Ce cas particulier présente la même rareté que celui où la distance atteindrait 8 millim. par exemple, lorsque la distance-type la plus fréquente est de 4 millimètres.

La fréquence des diverses distances du stigmate à l'anthère chez les deux types de fleurs est exprimée, en effet, par deux *courbes binomiales normales*, semblables et d'égale hauteur (Fig. 1).

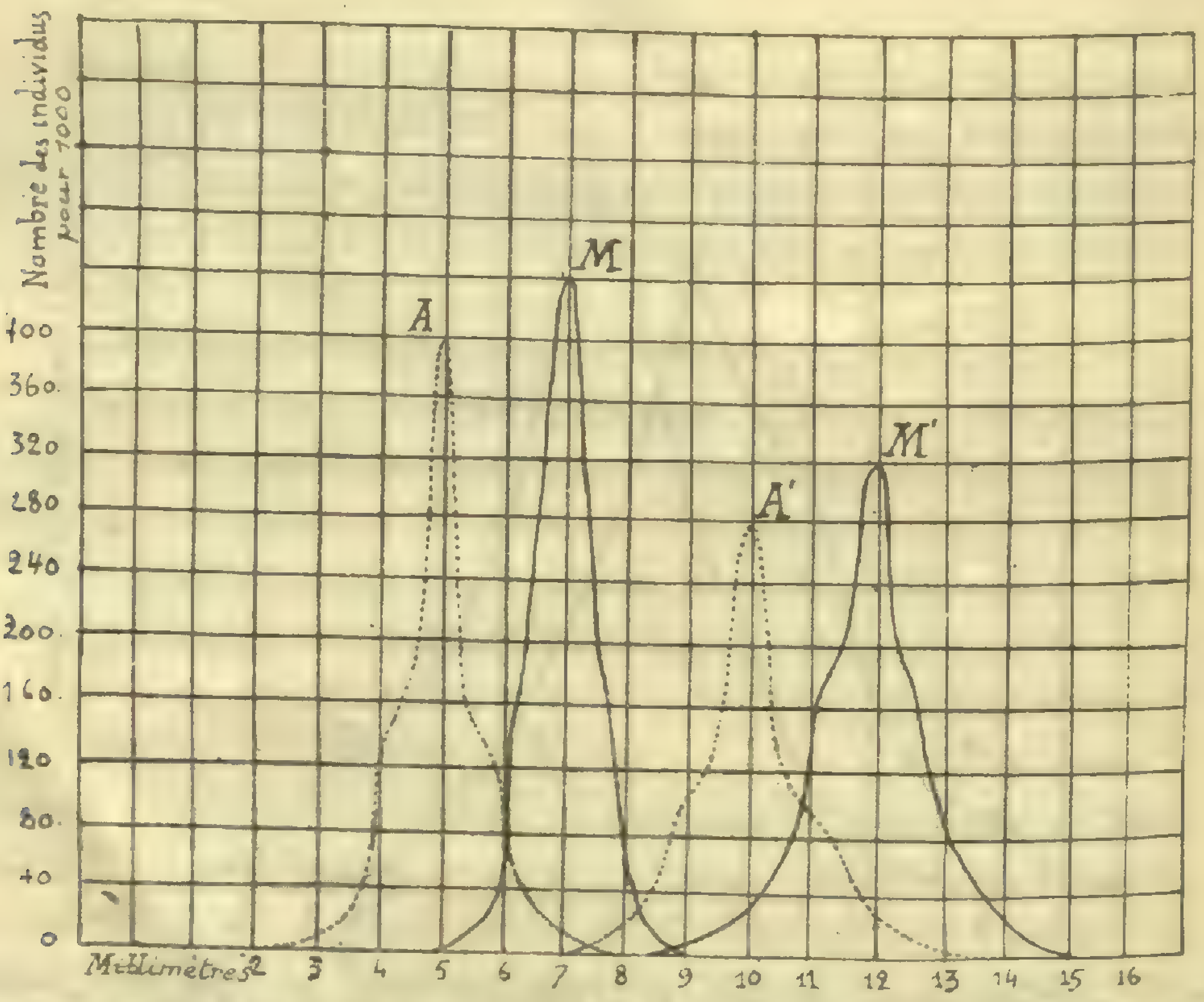


Fig. 2. — *Pulmonaria officinalis.* — Courbes schématiques du type des hyperbimoniales exprimant la fréquence relative des tailles atteintes par le style (A, A') et par l'étamine (M, M') : A, M', Plantes brévistylées ; A' M Brévistémonées. En ajoutant à la longueur du style une longueur de 2 millimètres on a la hauteur du pistil. On constate donc sur ces graphiques que les tailles les plus fréquentes (7^{mm} et 12^{mm}) sont les mêmes pour le pistil et pour l'étamine. On voit que certaines plantes brévistylées ont un style plus long que d'autres plantes brévistémonées, et l'inverse est aussi vrai pour les étamines.

B. La longueur du calice et la longueur du style sont deux quantités qui varient ordinairement en sens inverse, chez les deux types brévistylés et brévistémonés.

On a pu constater, dans des localités déterminées, des races de Pulmonaires brévistémonées, à style exserte par rapport au calice, et, ailleurs, des races à styles profondément inclus:

On a trouvé des plantes du type brévistylé dont le style était plus long que chez certaines plantes du type brévistémoné.

Le pistil (style + ovaire), et l'étamine, varient de longueur d'une façon continue, de 5 à 15 millim., et les longueurs les plus fréquentes sont celles qui atteignent 7 millim. et 11 millim. 3/4 environ (Fig. 2).

Le pistil du type brévistylé, et l'étamine du type brévistémoné d'une même station, sont assez rigoureusement d'une même taille moyenne. Il en est tout à fait de même pour le pistil du type brévistémoné et l'étamine du type brévistylé.

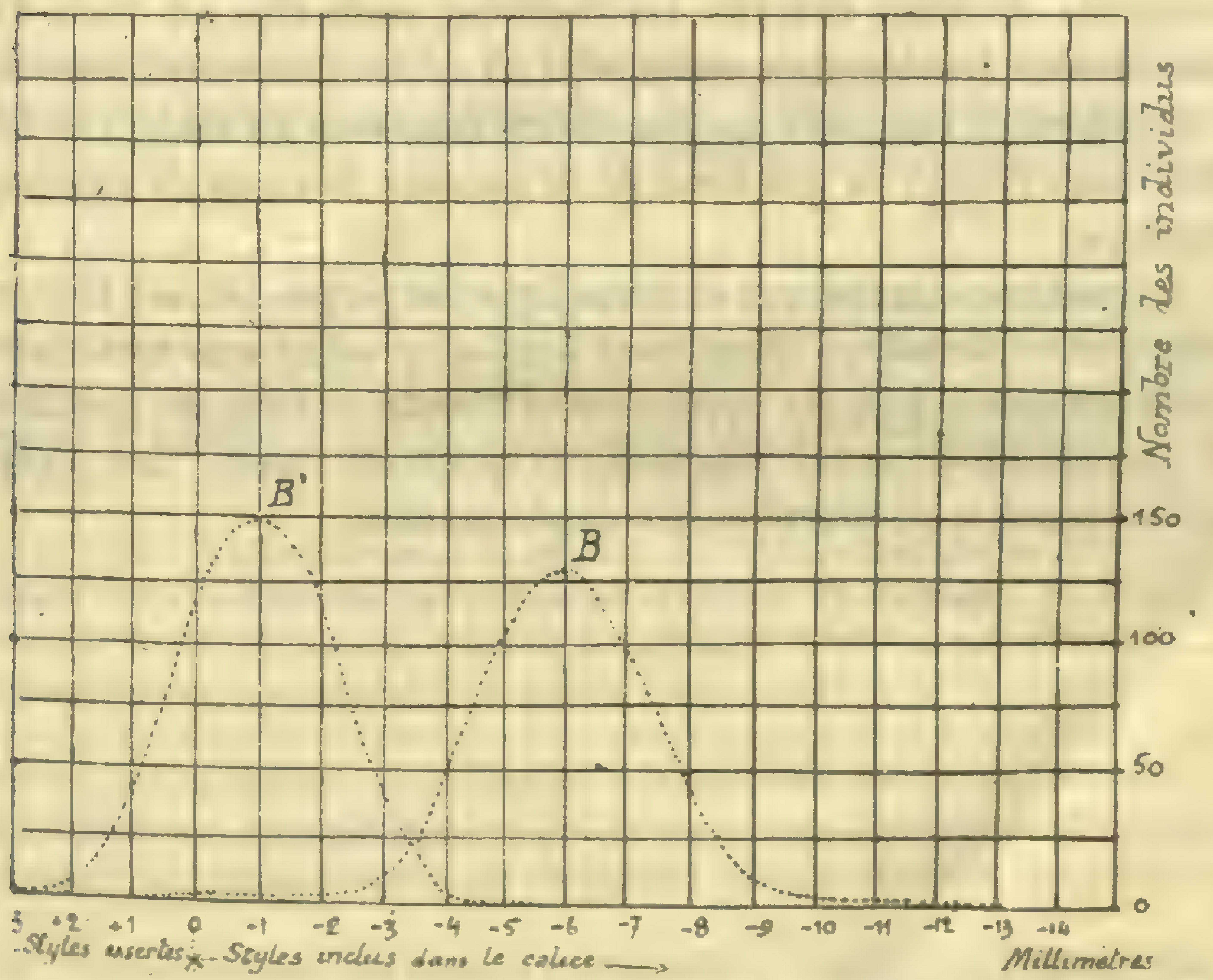


Fig. 3. — *Pulmonaria officinalis* — Distance du stigmate au bord du calice (Courbes schématiques binomiales) ; B, Pulmonaires brévistylées ; B' Pulmonaires brévistémonées ; chez les plantes brévistylées il est rare que le style soit exserte. Au contraire chez les plantes brévistémonées il peut y avoir, suivant les races, une proportion très variable de styles inclus (38 p. 100 à Messin, 100 p. 100 à Laxou).

Les courbes de fréquence des longueurs du pistil et de l'étamine, des deux types de fleurs, sont deux *courbes du type des hyperbinomiales*, d'inégale hauteur.

Nous avons signalé précédemment la variabilité considérable des valeurs moyennes théoriques de la distance du stigmate à l'anthère. Le type de longueur moyenne de l'étamine et du pistil est au contraire d'une fixité remarquable dans les diverses stations et chez les diverses races constatées.

Darwin avait émis l'hypothèse que certaines Pulmonaires présentaient peut-être une hétérostylie mal fixée.

Il résulte de cette étude biométrique, que l'hétérostylie de *Pulmonaria officinalis*, semble très peu variable en tant que caractère fondamental de l'espèce. Cette hétérostylie se manifeste avec des modalités diverses suivant les localités, mais elle est bien fixée dans toutes les localités observées : *Le libre croisement maintient sensiblement la constance des dimensions moyennes du style et de l'étamine, sans réaliser la constance de la distance moyenne du stigmate à l'anthère.*

La méthode statistique et graphique employée ici est très sensible pour déterminer dans quel sens se produit une variation de faible intensité. Elle est applicable à l'étude de tous les problèmes de polymorphisme des végétaux, et pourrait rendre des services aux recherches de morphologie expérimentale.

REVUE DES TRAVAUX

DE TÉRATOLOGIE VÉGÉTALE

PARUS DE 1895 à 1899 *(Suite)*.

De nombreux exemples de bifurcation de nervures (*Cleghornia cymosa*) ou d'autres modifications des limbes sont signalés par M. Costerus (1) dans son étude de tératologie tropicale relative à la flore de Java.

M. Géneau de Lamarlière (2) a décrit une anomalie du *Medicago Lupulina* consistant dans la duplication des folioles latérales : le rameau a ses principales feuilles quinées et non ternées ; quatre folioles partent du même point, la cinquième est située dans le prolongement du pétiole général et articulée sur un petit pétiole secondaire long d'environ un centimètre.

Ascidies. — De nouveaux exemples de transformation de feuilles en ascidies ont été signalés par plusieurs Auteurs. M. Géneau de Lamarlière (3) a décrit une ascidie de *Saxifraga latifolia* qui provient du développement exagéré d'une petite crête située à la base du limbe, au point d'insertion du pétiole. Une autre espèce, le *S. crassifolia*, peut donner des déformations semblables, comme l'indique M. Arcangeli (4) ; enfin, certaines feuilles anormales de Saxifrages sont souvent munies d'ascidies ou d'appendices en forme de cornet, d'après M. Vaullegard (5).

M. Hochreutiner (6) attire l'attention sur vingt-deux feuilles anormales de *Trifolium repens* parmi lesquelles dix-neuf ont leur foliole médiane transformée en ascidie. Les appendices foliacés situés à la base des ascidies pourraient être interprétés comme des stipelles et assimilés à celles des Papilionacées imparipennées, mais l'Auteur ne le pense pas car ces organes sont placés au-dessus du pétiolule et non à la base de ce dernier ; ils représentent les rudiments de la foliole avortée.

---

(1) J. C. Costerus : *Teratology studied in the tropics by J. C. Costerus and J. J. Smith Jr* (Buitenzorg, Ann. Jard. bot., t. 13, 1895, p. 97-120, pl. XII-XIII).

(2) L. Géneau de Lamarlière : *Sur quelques cas tératologiques observés aux environs de Reims* (Reims, Bul. soc. sci. nat., t. 8, 1899, 16 p., 3 fig.).

(3) L. Géneau de Lamarlière : *Sur les anomalies présentées par le* Mercurialis annua *et le* Saxifraga latifolia (Paris, C.-R. ass. franç. avanc. sci., 1899, 1re partie, p. 252).

(4) G. Arcangeli : Firenze, Boll. Soc. bot. ital., 1895, p. 224.

(5) A. Vaullegard : Caen, Bul. soc. linn., (5) t. 2, 1898, p. 48.

(6) G. Hochreutiner : *Remarques sur quelques feuilles composées monstrueuses* (Genève, Bul. Boissier, t. 5, 1897, p. 485-493, 4 fig.).

L'anatomie des ascidies offre des particularités curieuses que M. Hochreutiner signale avec détails : tous les exemplaires examinés possèdent à la base un renflement moteur à structure normale muni d'un faisceau libéroligneux en demi-cercle ; au-dessus, dans le pétiolule qui porte la petite urne, des coupes en séries montrent que le faisceau se referme peu à peu et devient absolument concentrique ; puis, plus haut, là où débute l'ascidie, le faisceau se scinde en deux parties selon un plan qui serait parallèle au limbe de la foliole si cette dernière était normalement développée.

Autrefois, Lindley et Moquin-Tandon ont admis que les ascidies étaient formées par la nervure médiane de la feuille. M. Hochreutiner pense qu'il faut accepter cette théorie : le pétiolule correspond bien au rachis de la foliole ; c'est ce rachis qui, à la base, prend une structure spéciale pour s'élargir plus haut en un entonnoir évasé.

Cryptes et intumescences. — MM. **Dethan** et **Bertaut** (1) ont attiré l'attention sur des cryptes spéciales souvent observées dans les feuilles de la variété *cordulatum* du *Piper angustifolium*.

Ces cryptes prennent toujours naissance à l'endroit où une nervure secondaire est en voie de développement ; elles sont revêtues d'un épiderme et munies de poils et de stomates. Parfois s'effectue en même temps une concrescence des nervures due à l'hypertrophie de la portion du limbe qui les sépare.

M. **Sorauer** (2) a désigné sous le nom d'intumescences, certaines formations pathologiques qui apparaissent souvent sur les rameaux et sur les feuilles d'espèces ligneuses. A la liste donnée dans son ouvrage sur les Maladies des Plantes (1886, t. 1, p. 222) des espèces végétales qui présentent de telles intumescences, l'Auteur ajoute les suivantes : *Acacia cyanophylla*, *A. glaucescens*, *A. longifolia*, *A. pendula*, *Eucalyptus Stuartina*, *E. Coccifera*, *Vitis vinifera*, *Hedera Helix*, *Impatiens Sultani*, *Solanum Warscewiczii*, *Ficus elastica*, etc. Les intumescences foliaires sont dues à une hypertrophie très accentuée des cellules du mésophylle qui s'allongent perpendiculairement à la surface du limbe et prennent l'aspect de longs tubes. Pour l'Auteur, ces formations sont dues à une température élevée accompagnée d'une trop grande absorption d'eau, alors que la chlorovaporisation est peu intense par suite d'une lumière insuffisante.

---

(1) G. Dethan et R. Bertaut : *Sur la présence d'une anomalie dans la structure d'une feuille de* Piper angustifolium *Ruiz et Pav.* (Paris, Bul. soc. bot., t. 44, 1897, p. 189-193, 2 fig.).

(2) P. Sorauer : *Ueber Intumescenzen* (Berlin, Ber. D. bot. Ges., t. 17, 1899, p. 456-460, 1 fig.).

Éperons. — M. Thomas (1) signale les éperons que portent parfois les feuilles du *Dianthus caryophyllus* var. *calcaratus* : ceux-ci consistent en proéminences à la face inférieure qui atteignent jusqu'à 8 millimètres de longueur et présentent une ouverture basilaire de 4 millimètres environ ; leur répartition et leur taille sont très variables.

Anomalies de forme. — M. Marty (2) a recueilli dans le Cantal deux formes de feuilles de l'Érable Plane : la première est plus simple que la feuille normale et possède un contour à cinq lobes non denticulés ; dans la seconde, trois des nervures prédominent et le contour comprend trois lobes seulement, non munis de denticulations. Ces deux types foliaires sont en tous points identiques aux empreintes fossiles des feuilles d'*Acer-lætum-phœniceum* et d'*Acer integrilobum* récoltées dans le même département ; aussi M. Marty en conclut-il que les feuilles anormales qu'il a trouvées représentent une régression graduelle a un type plus simple : l'évolution présumée aurait pu s'accomplir sur place.

M. Lignier (3) signale de son côté des feuilles de *Fagus laciniata-asplenifolia* retournant au type *silvatica*. De même M. Löwer (4) décrit un exemplaire de *Tilia americana-asplenifolia* qui présente des feuilles rappelant celles du *Tilia grandifolia* sur lequel il était greffé. M. Lloyd (5) montre que la structure des écailles des rameaux courts du *Pinus ponderosa*, après la disparition des fleurs mâles, se rapproche du type *Abies* par retour atavique.

De simples modifications de forme sont signalées par divers Auteurs, mais ne présentent qu'un intérêt relatif. M. Keissler (6) attire l'attention sur l'apparition de feuilles de marronnier à nervation pennée ; ces feuilles sont réparties uniquement sur certaines branches. D'après M. Small (7), un exemplaire anormal de *Lathyrus polyphyllus* possédait une seconde paire de stipules à la place d'une paire de folioles. M. Wilson (8) décrit de très grandes variations de forme (formes cordée, digitée, etc...) dans les feuilles de *Viola sagittata* et *V. cucullata*.

---

(1) F. Thomas : *Ueber spornentragende Nelken* (Berlin, Verh. bot. Ver., t. 37, 1895, p. 163-167).

(2) P. Marty : *L'ascendance de l'Érable plane* (Feuille jeunes natural., Paris, t. 26, 1896, p. 188-189, 5 fig.).

(3) O. Lignier : Caen. Bul. soc. linn., (5) t. 2, 1898, p. 47.

(4) Löwer : Tilia americana asplenifolia (Cassel, Abh. Ver. Nat., 1896, p. 24-25).

(5) F. E. Lloyd : Meeting New-York Acad. Sci., janv. 1898, in Science, (7) t. 2, 1898, p. 178.

(6) C. von Keissler : Bot. Centralbl., Cassel, t. 78, 1899, p. 72.

(7) J. K. Small : *Teratological Notes* (New-York, N. Y., Bull. Torrey Bot. Cl., t. 22, 1895, p. 399-400. 3 fig.).

(8) F. Wilson : *Variations in* Viola (Asa Gray Bull., t. 3, 1895, p. 13-14).

Le *Chelidonium* à feuilles découpées a été tour à tour élevé au rang d'espèce (*Ch. laciniatum* Miller), ou rabaissé à l'état de simple variété (var. *laciniatum* du *Ch. majus*). Dans une étude fortement documentée, M. Roze (1) expose le résultat de ses observations personnelles sur un exemplaire qu'il a cultivé pendant plusieurs années ; il arrive à cette conclusion que la Chélidoine à feuilles laciniées peut être acceptée comme un type spécifique distinct, ainsi que l'avaient proposé Miller et Lamarck. M. Gillot (2), qui a rencontré cette rare Papavéracée à l'état spontané, ne peut considérer le *Chelidonium laciniatum* Miller, y compris la variété *fumarifolium*, comme une espèce botanique, même comme une sous-espèce. D'après lui, il ne faut voir dans ces plantes que des variétés du *Ch. majus* L., reliées au type par la variété *crenatum*.

Sur le *Cochlearia armoracia*, M. Preuschoff (3) signale des feuilles profondément laciniées. M. Lenze (4) décrit des feuilles échancrées de *Catalpa Syringæfolia*, M. Masters (5), des feuilles d'*Anemone Japonica* chiffonnées et frisées comme celles de la Scolopendre, des feuilles de *Taraxacum officinale* tordues, etc.

Enfin, des généralités sur les malformations des feuilles ou des bourgeons sont contenues dans les mémoires de MM. Raymondaud (6), Beissner (7), etc.

Une curieuse anomalie de la Vanille a été recueillie à la Réunion par M. Jacob de Cordemoy (8) : la tige est terminée par un corps fusiforme, un peu aplati, long de 8 centimètres, large d'un centimètre seulement, coloré en vert et porté par un petit pédoncule qui surmonte immédiatement le nœud auquel s'insère la dernière feuille. L'étude anatomique de cet organe permet à l'Auteur de le considérer comme une feuille dégénérée, demeurée rudimentaire, et dont le limbe s'est replié de manière à se souder par ses bords ; le pédoncule dérive lui-même de la portion foliaire engainante qui s'est allongée et repliée.

---

(1) E. Roze : *Le* Chelidonium laciniatum *Mill.* (J. bot., Paris, t. 9, 1895, p. 296-300, 301-307, 338-342).

(2) X. Gillot : *Note sur le* Chelidonium majus *L. et sa variété* laciniatum (J. bot., Paris, t. 11, 1897, p. 349-353).

(3) P. Preuschoff : Danzig, Schr. natf. Ges., (2) t. 9, 1896, p. 197-198.

(4) Lenze : *Abnorme Ausbildung des Blattes und der Blüthen* (Stuttgart. Jahreshefte Ver. Natk., t. 52, 1896, p. 83-84).

(5) M. Masters : *Torsion in the leaf* (Gard. Chron., London, (3) t. 26, 1899, p. 229). — *Frilled* Anemone-*leaves* (Id, p. 418).

(6) E. Raymondaud : *Phyllomorphose et tératophyllie. Trois genres tératologiques nouveaux : Ectrophyllie, symphyllie, polyphyllie* (Limoges, Bul. soc. Gay-Lussac, 1898, 19 p., pl.).

(7) L. Beissner : *Knospenvariation* (Bonn, Mitt. D. dendrol. Ges., 1895, p. 43-49) — *Beiträge zur Morphologie des Blattes* (Id., 1896, p. 96-97).

(8) H. Jacob de Cordemoy : *Sur une anomalie de la Vanille* (Rev. gén. bot., Paris, t. 11, 1899, p. 258-267, fig. 54-59).

Modifications dans la couleur (Panachure et Chlorose). — La panachure est due le plus souvent à la présence de pigments diversements colorés qui s'ajoutent à la chlorophylle et modifient la teinte verte. MM. d'Hubert et Boussus (1) se sont occupés spécialement de la *panachure blanche* des feuilles provoquée par l'absence de chlorophylle. Dans ce cas, la panachure est corrélative d'un arrêt de développement observable sur la plante entière et accompagnée de phénomènes de régression (disparition de la xanthophylle, aspect anormal du contenu cellulaire dans les parties blanches, etc.); elle apparaît dès que la teinte chlorophyllienne des parties non altérées est suffisante pour permettre l'observation. L'arrêt de coloration se fait dans chaque assise indépendamment du même phénomène dans les assises voisines. Une fois la localisation du pigment vert effectuée, les cellules palissadiques qui en contiennent s'allongent perpendiculairement au plan de la feuille comme le montrent quelques coupes transversales effectuées au travers des limbes panachés d'*Evonymus japonicus*, d'*Hedera Helix* et d'*Ilex aquifolium* (fig. 6).

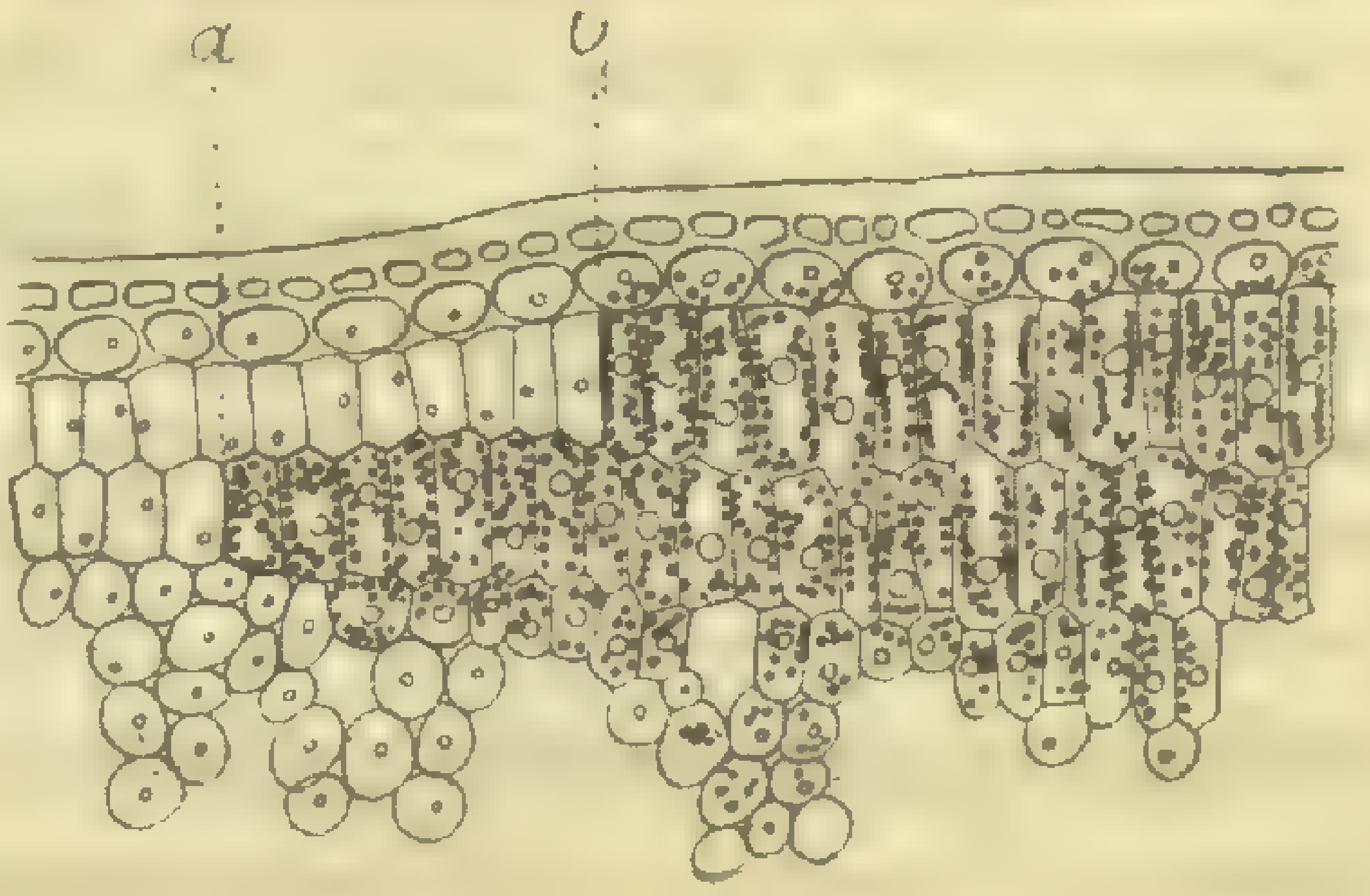


Fig. 6. — *Ilex aquifolium* : coupe transversale du limbe panaché. A gauche de *a*. partie blanche ; entre *a* et *b*, zone vert pâle ; à droite de *b*, région blanche (d'ap. d'Hubert et Boussus).

M. Bouvet (2) a décrit un échantillon de *Phormium tenax* dont une moitié est panachée longitudinalement, tandis que l'autre moitié est restée verte ; entre les feuilles panachées, il existe des bourgeons panachés et entre les feuilles vertes des bourgeons verts. On ne peut, pour expliquer cette anomalie, admettre l'existence de faisceaux spéciaux modifiés par la culture, car dans un autre végétal, le *Juncus zebrinus* du Japon, la panachure se maintient à la culture.

M. Préaubert (3) signale un échantillon de Ronce portant des feuilles blanches de distance en distance, toutes situées sur l'un des cinq faisceaux libéroligneux de la tige.

Dans le jardin botanique de Pise, M. Arcangeli (4) a trouvé un plant de *Cucurbita moschata* dont les feuilles sont colorées en jaune le long des nervures principales et latérales.

---

(1) H. d'Hubert et M. Boussus : *Végétaux panachés* (Arcachon, soc. sci. station zool., 1896-1897, p. 153, 3 fig.).

(2) G. Bouvet : Angers, Bul. soc. étud. sci., t. 26, 1896, p. 18.

(3) Préaubert : Angers, Bul. soc. étud. sci., t. 26, 1896, p. 18.

(4) G. Arcangeli : *Sopra alcuni casi di clorosi* (Firenze, Boll. Soc. bot. ital., 1895, p. 16-18).

Les causes de la *chlorose* chez les arbres nains ont fait le sujet d'une courte note de M. **Nowacki** (1), de Zurich ; cette affection n'est pas en relation avec le manque de fer dans le sol puisqu'on l'observe dans les terrains saturés d'oxyde de fer et que, d'autre part, les arbres à haute tige ne la présentent pas. Il faut plutôt attribuer cette maladie aux gelées du printemps : à cette époque, en effet, le cambium est en pleine activité dès que la température s'élève, mais à la suite des refroidissements nocturnes les cellules nouvellement formées souffrent, le transport des matières albuminoïdes par les vaisseaux criblés se ralentit et la chlorophylle cesse de se développer.

M. **Guillon** (2), de même que M. **Theulier** (3), a effectué quelques recherches sur le traitement de la chlorose.

Enfin, M. **von Schwerin** (4) a signalé la teinte des feuilles dans un grand nombre de variétés nouvelles d'*Acer*, d'*Alnus*, de *Cornus* ; M. **Thesleff** (5) cite un *Sorbus aucuparia* à feuilles blanches, M. **Anthony** (6), une nouvelle variété de *Spiræa* à feuilles d'un blanc crème, M. **Arnott** (7), des feuilles purpurines sur un *Plantago major*, M. **Lindemuth** (8), un *Kitaibelia vitifolia* à feuilles marbrées.

---

(1) Nowacki : Arch. Sci. Phys., Genève, (7) t. 2, 1896, p. 634-635.

(2) J. M. Guillon : *Expériences de la Société centrale d'Agriculture de l'Hérault sur le traitement de la chlorose* (Rev. viticult., Paris, t. 3, 1895, p. 619-621).

(3) H. Theulier : *Du rôle de la chlorophylle dans les plantes et remèdes à apporter à la chlorose* (Paris, 1895, 47 p.).

(4) F. von Schwerin : *Dritter Beitrag zur Gattung* Acer (Bonn, Mitt. D. dendrol. Ges., 1896, p. 77-81, 7 fig.).

(5) A. Thesleff : Helsingfors, Medd. Soc. Fauna et Fl. Fenn., 1895, p. 86.

(6) E. C. Anthony : *Albino Plants* (Asa Gray Bull., t. 5, 1897, p. 88).

(7) S. Arnott : *Abnormal* Plantago major (Sci. Gossip, London, (2) t. 2, 1895, p. 272).

(8) H. Lindemuth : Kitaibelia vitifolia *Willd., mit goldgelb marmorierten Blättern* (Gartenflora, Berlin, 1899, p. 431-434).

(A suivre). **C. Houard.**

REVUE DES TRAVAUX D'ANATOMIE

PARUS DE 1897 A 1902 (*Suite*).

Homologies des tissus dans le sac embryonnaire des Phanérogames.— La découverte de la double fécondation fournit un caractère différentiel nouveau entre l'albumen des Angiospermes et l'endosperme des Gymnospermes. Ces deux tissus sont considérés comme plus ou moins homologues et souvent désignés sous un nom unique. Nous plaçons ici quelques descriptions récentes de sacs embryonnaires, de nature à fournir quelques éclaircissements sur cette question.

D'après Campbell (1), le sac embryonnaire de *Peperomia pellucida* renferme 16 noyaux libres, dont l'un plus gros forme l'oosphère. Johnson (2) retrouve les 16 noyaux, mais il n'y aurait qu'une synergide; 8 noyaux se fusionnent. L'embryon est indifférencié (une vingtaine de cellules) et entouré d'un albumen qui s'est développé sans formation de cellules libres. Campbell confirme dans un second mémoire cette fusion de plusieurs noyaux (habituellement 8) chez divers *Peperomia*. Il y a 1 à 3 synergides. Les autres noyaux représentent les antipodes.

Le sac embryonnaire de *Lilaea subulata* (Liliacée) renferme avant la fécondation de nombreux noyaux ; à la place des synergides existe un tissu cellulaire (Campbell, 3).

Osterwalder (4) attribue aux antipodes d'*Aconitum Napellus* un rôle nutritif. Westermaier (5) réclame la priorité pour cette opinion qu'il a émise dès 1890 ; chez les Monocotylédones qu'il a étudiées, la transmission des substances nutritives à l'œuf ne peut s'effectuer, le pourtour du sac embryonnaire étant cutinisé. Chez les Composées, selon

---

(1) Campbell : *Die Entwickelung des Embryosackes von Peperomia pellucida Kunth* (Ber. deutsch. bot. Ges., t. 17, 1899). The Embryosac of Peperomia (Ann. of Bot., t. 15, 1901).

(2) Johnson : *On the endosperm and embryo of Peperomia pellucida* (Bot. Gaz., t. 30, 1900).

(3) Campbell : *The development of the flower and embryo in Lilaea subulata* (Ann. of Bot., t. 12, 1898).

(4) Osterwalder : *Beiträge zur Embryologie von Aconitum Napellus* (Flora, 1898).

(5) Westermaier : *Historische Bemerkungen zur Lehre der Bedeutung der Antipodenzellen* (Ber. deutsch. bot. Ges., t. 16, 1898).

M^{lle} GOLDFLUSS (1), le sac embryonnaire, étroit comme dans la plupart des Gamopétales, est entouré par l'assise épithéliale du tégument et cette assise ainsi que les antipodes est très riche en substances protéiques ; ce seraient là des cellules digestives. Les antipodes sont disposées en une file qui pénètre comme un suçoir dans la partie axile de l'ovule ; elles sont généralement en rapport avec un cordon de cellules conductrices dirigé vers l'extrémité du faisceau raphéal.

Auerbach considérait les noyaux mâles comme cyanophiles et les noyaux femelles comme érythrophiles. Zacharias pense que la chromatophilie dépend de la quantité de nucléine et de phosphore contenue dans le noyau. PRÉDA (2) déclare que les antipodes des Narcisses sont cyanophiles comme l'oosphère. M^{lle} Goldfluss trouve chez les Composées les noyaux des antipodes et ceux de l'assise de recouvrement du sac embryonnaire moins érythrophiles que l'appareil sexuel, mais leur cyanophilie est peu caractérisée.

M^{lle} BALICKA (3) étudie le sac embryonnaire des Scrophulariacées, Gesnéracées, Pédalinacées, Plantaginacées, Dipsacées et observe que ce sac se prolonge en un long suçoir, qui est en connexion lorsqu'il est voisin de la chalaze, avec un tissu nutritif. Les cellules du suçoir sont dépourvues de membrane ou leur membrane est bientôt gélifiée. La calotte ne sert pas à la protection du sac, elle paraît sécréter une diastase digestive.

IKÉDA (4) constate chez *Tricyrtis hirta* que le noyau des 3 antipodes d'abord pauvre en chromatine manifeste bientôt un phénomène d'agrégation des substances chromatiques en un grand nombre de masses très denses et très colorables. L'auteur rapproche ces faits de ceux décrits par ROSENBERG (*l. c.*) chez *Drosera* et en conclut que ces antipodes ont une extraordinaire activité nutritive. Elles sont le centre de l'absorption et de l'assimilation des matériaux nutritifs pour le sac embryonnaire.

Les antipodes d'*Antennaria dioica* se multiplient beaucoup et donnent naissance à un tissu parenchymateux, d'après JUEL (5). Chez *Sparganium* et *Lysichiton*, elles prennent également, selon CAMPBELL (6), un riche développement ; dans le premier genre, il y a jusqu'à 150 cellules, constituant un prothalle rudimentaire qui sert à nourrir l'embryon.

---

(1) M^{lle} Goldfluss : *Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les Composées* (Journ. de Bot., t. 13, 1899.

(2) Préda : *Rech. sur le sac embryonnaire de quelques Narcissées* (Bull. Herb. Boissier, t. 5, 1897).

(3) Balicka Ivanowska : *Contr. à l'étude du sac embryonnaire chez certaines Gamopétales* (Flora, t. 36, 1899).

(4) Ikéda : l. c. (Bull. Coll. Agric. Tokio, 1902).

(5) Juel : Bot. Ztg, t. 59, 1900.

(6) Campbell : *Studies on the flower of Sparganium* (Proc. California Ac. Sc., 1899). — *Notes on the structure of the embryosac in Sparganium and Lysichiton* (Bot. Gaz., t. 27, 1899).

Les recherches de LOTSY (1) sur le *Gnetum* attirent l'attention à ce point de vue. Dans le *Gnetum Gnemon*, l'ovule renferme plusieurs sacs embryonnaires, mais le plus souvent un seul arrive à son complet développement. Quand la pollinisation n'a pas lieu, le sac embryonnaire est bientôt comblé par l'endosperme. Il en est tout autrement quand la fécondation s'opère. Le sac contient alors de nombreux noyaux libres, logés dans une mince couche protoplasmique superficielle entourant une large vacuole centrale. Il se produit bientôt une constriction qui donne au sac l'aspect d'un biscuit ; la partie supérieure la plus volumineuse, conserve ses noyaux libres et pauvres en chromatine ; la partie inférieure se cloisonne au contraire en cellules. Le tissu ainsi formé est le prothalle femelle ou endosperme, il porte même à son sommet des rudiments d'archégones n'arrivant jamais à maturité. Les tubes polliniques pénètrent toujours dans la partie supérieure non cloisonnée du sac embryonnaire et ce sont des noyaux libres de ce sac non différenciés à l'avance, qui s'unissent aux noyaux mâles. Chaque tube pollinique rejette dans le sac deux noyaux générateurs, qui donnent naissance à deux œufs. Ceux-ci ne tardent pas à s'isoler avec une partie de protoplasme dans une membrane de cellulose, constituant des *zygotes*. On observe en outre que quelques-uns des noyaux du sac embryonnaire restés sans emploi s'entourent de cellulose et forment des cellules, dites par l'auteur cellules prothaliennes tardives ; les autres noyaux libres disparaissent plus ou moins tard.

Les zygotes peuvent demeurer libres ou s'accoler soit à la paroi du sac, soit au tube pollinique. Chacun d'eux pousse bientôt un long tube, dont l'extrémité est occupée par le noyau ; ce tube traverse la cavité du sac embryonnaire et s'enfonce dans le tissu endospermique. L'endosperme s'accroît alors considérablement en détruisant le nucelle. L'extrémité du tube embryonnaire se transforme en un proembryon comme chez les Gymnospermes. Le développement de l'embryon a déjà été suivi par Bower (1882). Il y a polyembryonie, mais un seul embryon achève le cours de son développement.

Ainsi dans le Gnetum Gnemon, un certain nombre des noyaux destinés à faire partie de l'endosperme (ils en font réellement partie dans le cas de non fécondation), demeurent libres. En rapprochant le cas de cette Gymnosperme des exemples que nous offrent diverses Angiospermes (sac embryonnaire renfermant plus de 8 noyaux, antipodes élaborant des substances nutritives, antipodes nombreuses formant un tissu cellulaire parfois très important), on obtient une série de termes intermédiaires entre l'état habituel du sac embryonnaire des deux grands groupes de plantes. L'endosperme et les archégones des Conifères paraissent bien être les homologues des 8 noyaux des Angiospermes.

---

(1) Lotsy : *Contributions to the life-history of the genus Gnetum* (Ann. J. bot. Buitenzorg, t. 16, 1899).

L'albumen serait un tissu nouveau, résultant de l'utilisation du second noyau mâle, tissu dont la présence rend inutile l'existence d'un endosperme bien développé. L'albumen, loin d'être l'homologue de l'endosperme, semble l'avoir supplanté.

Parthénogénèse. — La parthénogénèse est le développement d'un embryon aux dépens d'un gamète sans fécondation préalable. On en connaissait quelques cas chez les organismes inférieurs (Klebs, Davis, Sauvageau). Depuis quelque temps, on en signale des exemples chez les Cryptogames vasculaires et chez les Phanérogames.

Nathansohn (1) a constaté que les macrospores de *Marsilia vestita* donnent fréquemment, sans fécondation, des embryons parthénogénétiques et cependant il existe des microspores qui demeurent stériles. Shaw (2) avait observé la formation d'embryons sans fécondation chez *Marsilia Drumondi*, mais il les croyait adventifs. Nathansohn déclare qu'il a vu deux fois des embryons adventifs sur des prothalles à oosphères mortes, mais qu'il existe aussi des oosphères parthénogénétiques. La proportion des embryons parthénogénétiques par rapport aux embryons normaux dépend de la température ; les premiers relativement rares à 10° sont plus nombreux à 18° et surtout à 35°. Notons que Klebs avait observé la perte de la sexualité des gamètes de diverses algues (*Protosiphon*, *Vaucheria)*, à la suite d'une élévation de température.

C'est Juel (3), qui a signalé le premier cas de parthénogénèse chez les Phanérogames. Il avait remarqué que les pieds mâles d'*Antennaria alpina* sont extrêmement rares et qu'ils ne produisent pas de pollen. Le sac embryonnaire provient sans aucune division de sa cellule-mère et forme son contenu de façon normale, mais il ne se produit pas de de réduction chromatique. L'oosphère donne sans fécondation l'embryon ; les deux noyaux polaires sans se fusionner et sans être fécondés, donnent naissance à l'albumen. Dans tout le cours de son évolution l'*Antennaria alpina* conserve le même nombre de chromosomes. Juel a étudié une espèce voisine, *A. dioïca*, et là tout se passe normalement.

Juel donne, dans son second mémoire, un résumé des diverses formes de reproduction des plantes supérieures :

A. — Il existe seulement le cycle typique de générations (la plupart des Muscinées, des Cryptogames vasculaires et des Phanérogames).

---

(1) Nathansohn : *Ueber Parthenogenesis bei Marsilia und ihre Abhängigkeit von der Temperatur* (Ber. deutsch. bot. Ges., t. 18, 1900).

(2) Shaw : *Parthenogenesis in Marsilia* (Bot. Gaz., 1897).

(3) Juel : *Parthenogenesis bei Antennaria alpina* (Bot. Centralbl., t. 74, 1898). — *Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung Antennaria* (K. Svenska Vet. Ak. Handl., t. 32. 1900 et Bot. Ztg, t. 59, 1900).

B. — A ce cycle, s'ajoutent des moyens de *propagation* accessoires (gonidies, chutes de bourgeons). Les organes de propagation se trouvent sur :

a. — le gamétophyte (nombreuses Muscinées et Cryptogames vasculaires) ;

b. — le sporophyte (division de l'œuf ou de l'embryon des Gymnospermes, d'Erythronium ; division de la plante adulte chez Cryptog. vasc. et Angiospermes).

C. — Les deux générations existent, mais ne sont pas alternantes puisque les gamétophytes sont stériles et que les sporophytes donnent de nombreux sporophytes (divers cas de pseudoembryonnie : *Funckia*, *Citrus*, *Caelebogyne*, *Allium odorum*, etc.).

D. — Une génération manque :

a. — le gamétophyte existe seul (*Barbula papillosa*).

b. — le sporophyte existe seul (l'*Isoetes* à Longemer, *Saxifraga stellaris*, var. *comosa*, etc.).

E. — Alternance de générations non typique, parce qu'une génération donne l'autre d'une façon détournée.

a. — le gamétophyte donne le sporophyte d'une façon anormale (apogamie sur le prothalle ou dans le sac embryonnaire — parthénogénése de *Marsilia* et d'*Antennaria alpina*) ;

b. — le sporophyte donne le gamétophyte d'une façon anormale (aposporie dans le sporange des Mousses par formation de protonéma ; apogamie par formation de prothalles sur les feuilles des Cryptogames vasculaires ; formation du sac embryonnaire sans division préalable en tétrades d'*Antennaria alpina* et peut être aussi des *Balanophora*).

D'après Murbeck (1), toutes les espèces du sous-genre *Eualchemilla* se reproduisent parthénogénétiquement. Le pollen ne vient pas à développement normal : la division en tétrade ne se fait pas ou elle ne donne que des grains stériles. Dans l'ovule, les cellules initiales se divisent en une cellule supérieure (calotte) et une interne plus grosse (cellule-mère du sac embryonnaire). Plusieurs de ces dernières grossissent beaucoup sans se diviser ; d'autres subissent la division en 4 cellules dont l'une, habituellement l'inférieure, devient un sac embryonnaire. L'auteur n'a pas observé de réduction dans le nombre des chromosomes. Le sac embryonnaire réduit les tissus voisins à quelques assises. Il y a fusion des noyaux polaires pour donner l'albumen, mais pas de fécondation. Il n'existe pas de mycropyle, les bords du tégument étant concrescents. Dans *Alchemilla* (*Aphanes*) *arvensis*, la fécondation se produit.

---

(1) Murbech : *Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchemilla* (Lunds Univ. Arsskr., t. 36, 1901).

Chez *Thalictrum purpurascens*, tout se passe en apparence normalement ; mais Overton (1) dit que la fécondation n'est nécessaire ni pour le développement de l'embryon, ni pour la formation de l'albumen. Les embryons parthénogénétiques se produisent quelles que soient les conditions extérieures. Le protoplasme est d'abord accumulé autour du noyau de l'oosphère. Puis l'oosphère se montre environnée d'une auréole semblable à une vacuole. Cette vacuole, d'après l'auteur, indique un effet osmotique et un entraînement d'eau déterminant le développement de l'oosphère en embryon. La parthénogénèse est fixée dans cette espèce.

---

(1) Overton : *Partenogenesis in Thalictrum purpurascens* (Bot. Gaz., t. 33, 1902).

(*A suivre*). H. Ricôme.

504 — Lille, imp. Le Bigot Frères. Le Gérant, Th. Clerquin.

MODE DE PUBLICATION & CONDITIONS D'ABONNEMENT

La **Revue générale de Botanique** paraît le 15 de chaque mois et chaque livraison est composée de 32 à 48 pages avec planches et figures dans le texte.

Le prix annuel (payable d'avance) est de :

20 fr. pour Paris, les Départements et l'Algérie.

22 fr. 50 pour l'Étranger.

Aucune livraison n'est vendue séparément.

Adresser les demandes d'abonnements, mandats, etc., à M. l'Administrateur de la LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT, 1, rue Dante, à Paris.

Adresser tout ce qui concerne la rédaction à M. Gaston BONNIER, professeur à la Sorbonne, 15, rue de l'Estrapade, Paris.

Il sera rendu compte dans les revues spéciales *des ouvrages, mémoires ou notes dont un exemplaire aura été adressé au Directeur de la Revue générale de Botanique. De plus l'ouvrage envoyé sera annoncé immédiatement sur la couverture.*

Les auteurs des travaux insérés dans la *Revue générale de Botanique* ont droit gratuitement à vingt-cinq exemplaires en tirage à part.

Librairie Générale de l'Enseignement, 1, rue Dante, Paris.

VIENT DE PARAITRE :

COURS
DE
BOTANIQUE
Phanérogames

CELLULE ET TISSUS ; MORPHOLOGIE ; ANATOMIE ;
CLASSIFICATION ; FAMILLES DE PHANÉROGAMES ;
APPLICATIONS AGRICOLES, INDUSTRIELLES, MÉDICALES ;
PALÉONTOLOGIE ; HISTORIQUE

par MM.

GASTON BONNIER
MEMBRE DE L'INSTITUT (Académie des Sciences)
PROFESSEUR DE BOTANIQUE
A LA SORBONNE

LECLERC DU SABLON
PROFESSEUR DE BOTANIQUE
A L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE
DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES

A L'USAGE
des Élèves des Universités, des Écoles de Médecine et de Pharmacie,
et des Écoles d'Agriculture

Avec 2389 figures inédites
par J. POINSOT et A. MILLOT

Un volume de 1.332 pages in-8. — PRIX *(franco)*. **20 fr.**

On peut souscrire dès à présent à la **Deuxième Partie** du **COURS DE BOTANIQUE (Cryptogames, Physiologie, Géographie botanique, etc.).**

L'ouvrage paraîtra en fascicules et formera un volume d'environ 1.500 pages in-8 et renfermant plus de 2.000 figures, la plupart dessinées d'après nature.

Prix de Souscription au COURS DE BOTANIQUE (2e Partie). **15 fr.**

(Une fois l'ouvrage terminé, le prix sera augmenté)

Les souscriptions à l'ouvrage complet sont supprimées. On ne peut plus actuellement souscrire qu'à la **Deuxième Partie** du **COURS DE BOTANIQUE**, aux conditions ci-dessus.

IMP. LE BIGOT FRÈRES

REVUE GÉNÉRALE
DE
BOTANIQUE

DIRIGÉE PAR

M. Gaston **BONNIER**

MEMBRE DE L'INSTITUT,
PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA SORBONNE

TOME DIX-SEPTIÈME

Livraison du 15 Juillet 1905

N° 199

Entered at the New-York Post Office
as Second Class matter.

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
1, RUE DANTE, 1
1905

LIVRAISON DU 15 JUILLET 1905

Pages

I. — LES PLANTES DU PLATEAU DES NILGHIRRIS (INDE MÉRIDIONALE) COMPARÉES A CELLES DES ENVIRONS DE PARIS (avec figures dans le texte), par **M. Gaston Bonnier** 289

II. — CONTRIBUTION A LA BIOLOGIE DES ENTOMOPHYTES, par **M. Marcel Mirande**. 304

III. — ÉTUDES SUR LES MYCORHIZES ENDOTROPHES (avec planches et figures dans le texte), par **M. I. Gallaud** *(suite)*. 313

IV. — REVUE DES TRAVAUX DE TÉRATOLOGIE VÉGÉTALE, parus de 1895 à 1899 (avec figures dans le texte), par **M. C. Houard** *(suite)*. 326

V. — REVUE DES TRAVAUX D'ANATOMIE, parus de 1897 à 1902 (avec figures dans le texte), par **M. H. Ricôme** *(suite)*. 332

Cette livraison renferme vingt figures dans le texte.

Pour le mode de publication et les conditions d'abonnement, voir à la troisième page de la couverture.

LES
PLANTES DU PLATEAU DES NILGHIRRIS
(INDE MÉRIDIONALE)
COMPARÉES A CELLES DES ENVIRONS DE PARIS

par M. Gaston BONNIER

Le plateau des Nilghirris constitue une région très spéciale de l'Inde Méridionale, située à plus de 2000 mètres d'altitude. La végétation y forme un contraste avec celle des régions basses, et rappelle celle des régions tempérées d'Europe. En 1818, lorsque Leschenault de Latour parcourut cette région, il fut frappé de l'aspect des végétaux des Nilghirris et cita un assez grand nombre de plantes européennes, ou tout au moins appartenant à des genres européens, qui y croissent spontanément.

Voici comment Leschenault de Latour s'exprime au sujet de cette contrée :

« Le sommet des montagnes de Nellygerry offre un aspect varié et très pittoresque ; la surface est composée de plusieurs monticules, plus ou moins arrondis ou escarpés ; ils sont séparés par des vallons, au fond desquels coule presque toujours des ruisseaux d'une eau limpide et murmurante ; avec un peu d'industrie, on pourrait établir de fort bonnes prairies dans plusieurs endroits de ces fraiches vallées...... ...La botanique offre le plus grand intérêt sur les montagnes de Nellygerry par la différence qui existe entre les plantes de cette contrée et celles de la plaine ; on y trouve un très grand nombre de genres analogues à ceux d'Europe, tels sont : *Vaccinium*, *Rhododendron*, *Fragaria*, *Rubus*, *Anemone*, *Balsamina*, *Geranium*, *Mespilus*, *Plantago*, *Rosa*, *Salix*, *Berberis*, etc. Cette similitude indique que les plantes utiles d'Europe s'acclimateraient parfaitement bien. J'ai rapporté de ces montagnes plus de deux cents espèces de plantes, pour la plupart nouvelles, qui aujourd'hui sont dans les herbiers du Museum » (1).

Voici d'ailleurs les noms des genres communs à la Flore du Plateau indien et à la Flore européenne :

Clematis, *Anemone*, *Thalictrum*, *Ranunculus*, *Berberis*, *Narturtium*, *Cardamine*, *Capsella*, *Lepidium*, *Capparis*, *Viola*, *Polygala*, *Silene*, *Cerastium*, *Stellaria*, *Arenaria*, *Spergula*, *Portulaca*, *Elatine*, *Hypericum*, *Malva*, *Hibiscus*, *Linum*, *Geranium*, *Oxalis*, *Impatiens*, *Ilex*, *Evonymus*, *Zizyphus*, *Rhamnus*, *Vitis*, *Ulex*, *Sarothamnus*, *Psoralea*, *Phaseolus*, *Rubus*, *Fragaria*, *Potentilla*, *Alchimilla*, *Rosa*, *Cotoneaster*, *Mespilus*, *Parnassia*, *Drosera*, *Myriophyllum*, *Circæa*, *Hydrocotyle*, *Sanicula*, *Buplevrum*, *Pimpinella*, *Heracleum*, *Viscum*, *Lonicera*, *Viburnum*, *Rubia*, *Galium*, *Valeriana*, *Dipsacus*, *Inula*, *Erigeron*, *Gnaphalium*, *Helichrysum*, *Xanthium*, *Bidens*, *Senecio*, *Cnicus*, *Picris*, *Lactuca*, *Sonchus*, *Wahlenbergia*, *Campanula*, *Lobelia*, *Vaccinium*, *Rhododendron*, *Lysimachia*, *Anagallis*, *Jasminum*, *Olea*, *Ligustrum*, *Cicendia*, *Gentiana*, *Heliotropium*, *Cynoglossum*, *Convolvulus*, *Solanum*, *Physalis*, *Datura*, *Verbascum*, *Pedicularis*, *Utricularia*, *Vitex*, *Calamintha*, *Brunella*, *Scutellaria*, *Plantago*, *Chenopodium*, *Atriplex*, *Polygonum*, *Ramex*, *Elæagnus*, *Osyris*, *Thesium*, *Salix*, *Euphorbia*, *Buxus*, *Callitriche*, *Ceratophyllum*, *Ulmus*, *Celtis*, *Ficus*, *Aristolochia*, *Liparis*, *Orchis*, *Aceras*, *Goodyera*, *Pancratium*, *Dioscorea*, *Alisma*, *Arum*, *Asparagus*, *Smilax*, *Lilium*, *Juncus*, *Cyperus*, *Fimbrystilis*, *Scirpus*, *Carex*, *Paspalum*, *Panicum*, *Oplismenus*, *Andropogon*, *Cynodon*, *Eragrostis*, *Lycopodium*, *Selaginella*, *Hymenophyllum*, *Adianthum*, *Pteris*, *Blechnum*, *Asplenium*, *Polystichum*, *Aspidium*, *Polypodium*, *Osmunda*, *Ophioglossum*, *Equisetum*, *Marsilia*.

Le nombre des espèces appartenant à ces genres, et qui se trouvent à la fois sur le Plateau des Nilghirris et dans la Flore d'Europe est naturellement moins grand ; ce sont les espèces suivantes :

Nasturtium officinale, *Cardamine hirsuta*, *Capsella Bursa-Pastoris*, *Lepidium sativum*, *Silene gallica*, *Cerastium vulgatum*, *Stellaria uliginosa*, *Spergula arvensis*, *Portulaca oleracea*, *Hypericum humifusum*,

---

(1) *Relation abrégée d'un voyage aux Indes Orientales*, par M. Leschenault de Latour, naturaliste du Roi (*Mémoires du Museum d'Histoire Naturelle*, t. IX, 1822).

Oxalis corniculata, Zizyphus Jujuba, Ulex europæus, Sarothamnus scoparius, Fragaria elatior, Potentilla supina, Alchimilla vulgaris, Circæa alpina, Buplevrum falcatum, Erigeron acre, Xanthium Strumarium, Picris hieracioides, Sonchus arvensis, Sonchus oleraceus, Anagallis arvensis, Calamintha Clinopodium, Brunella vulgaris, Plantago major, Chenopodium ambrosioides, Polygonum minus, Polygonum aviculare, Buxus sempervirens, Callitriche vernalis, Ceratophyllum verticillatum, Oplismenus Crus-galli, Cynodon Dactylon, Lycopodium clavatum, Adianthum Capillus-Veneris, Pteris aquitina, Asplenium Trichomanes, Polystichum aculeatum, Osmunda regalis.

On comprend, par ces listes de genres et surtout d'espèces communes aux deux régions, que l'ensemble des conditions de température ne doit pas différer beaucoup dans les deux contrées comparées ; mais nous allons voir que la distribution de la température pendant la saison et les autres conditions climatériques sont cependant très dissemblables dans les deux régions.

Le jardin d'Ootacamund est situé sur le plateau des Nilghirris sous la latitude Nord de 11° 30′ et à une altitude de 2.300 mètres, à proximité d'un observatoire météorologique. On y cultive des plantes ornementales dont les graines proviennent d'Europe ou même de France ; plusieurs de ces espèces y sont acclimatées depuis de nombreuses années ; d'autres sont renouvelées, parfois même tous les ans.

M. et Mme Lapicque, pendant leur récent voyage dans l'Inde, ont bien voulu recueillir pour mes recherches, en février 1904, un assez grand nombre d'échantillons de diverses plantes du jardin d'Ootacamund, grâce à l'obligeance de M. Proudlock, curateur du jardin, et les ont rapportées dans un liquide conservateur.

Ces plantes était cultivées en plates-bandes arrosées et soignées de la même manière que les exemplaires de la même espèce et de même origine cultivées aux environs de Paris. On peut presque dire qu'ainsi se trouvent toutes faites des expériences de cultures comparées dans les deux régions des Nilghirris et de Paris.

D'autre part, M. et Mme Lapicque m'ont rapporté aussi plusieurs plantes de la même espèce que des plantes françaises, et qui se trouvent naturellement sur le plateau, de telle sorte que des comparaisons pouvaient être faites aussi, pour des végétaux spontanés dans les deux contrées.

Le principal intérêt de la comparaison à établir tient à ce que la moyenne des températures utiles à la végétation est sensiblement la même à Ootacamund (11°,8) et à Paris (12°,2). C'est seulement la répartition de la température qui diffère dans les deux cas. A Ootacamund les moyennes mensuelles de température ne présentent pas entre elles un écart de plus de 3°, tandis qu'à Paris les moyennes mensuelles peuvent différer de 14°. Sur le plateau des Nilghirris, le ciel est très souvent découvert pendant l'hiver et le printemps, lorsque souffle la mousson du Nord-Est et au contraire presque toujours nuageux pendant l'été et l'automne, lorsque souffle la mousson du Sud-Ouest ; d'où l'uniformisation relative de la température. Pendant la journée, lorsque le temps est découvert, en hiver ou au printemps, la température est très élevée dans le jour et froide pendant la nuit, d'où une alternance diurne de température qui rappelle celle qui se produit aux hautes altitudes de nos montagnes.

Les différences de forme ou de structure à observer ne doivent donc être causées que par une inégale répartition de la température moyenne, de l'humidité de l'air ou de la lumière ; l'humidité du sol n'intervient pas pour les plantes cultivées en plates-bandes, puisqu'elles sont arrosées dans les deux cas.

Un caractère remarquable de presque tous les végétaux du plateau des Nilghirris, et qui tient à l'uniformité de la température moyenne, c'est que les plantes spontanées et les plantes cultivées conservent leurs feuilles d'un bout à l'autre de l'année, comme celles qui croissent dans le sud de la région méditerranéenne.

Les comparaisons ont porté sur les espèces suivantes :

1° Espèces cultivées acclimatées : *Primula grandiflora, Trifolium minus, Delphinium elatum, Verbena chamædryfolia, Pelargonium zonale, Pyrethrum indicum, Anthemis arabica, Digitalis purpurea, Cheiranthus Cheiri, Lychnis Coronaria, Viola odorata, Vinca major. Artemisia Abrotanum, Cistus incanus, Bellis perennis, Myrtus communis.*

2° Espèces dont les graines sont renouvelées presque tous les ans : *Viola tricolor, Reseda odorata, Antirrhinum majus, Petunia nyctaginiflora, Alyssum maritimum.*

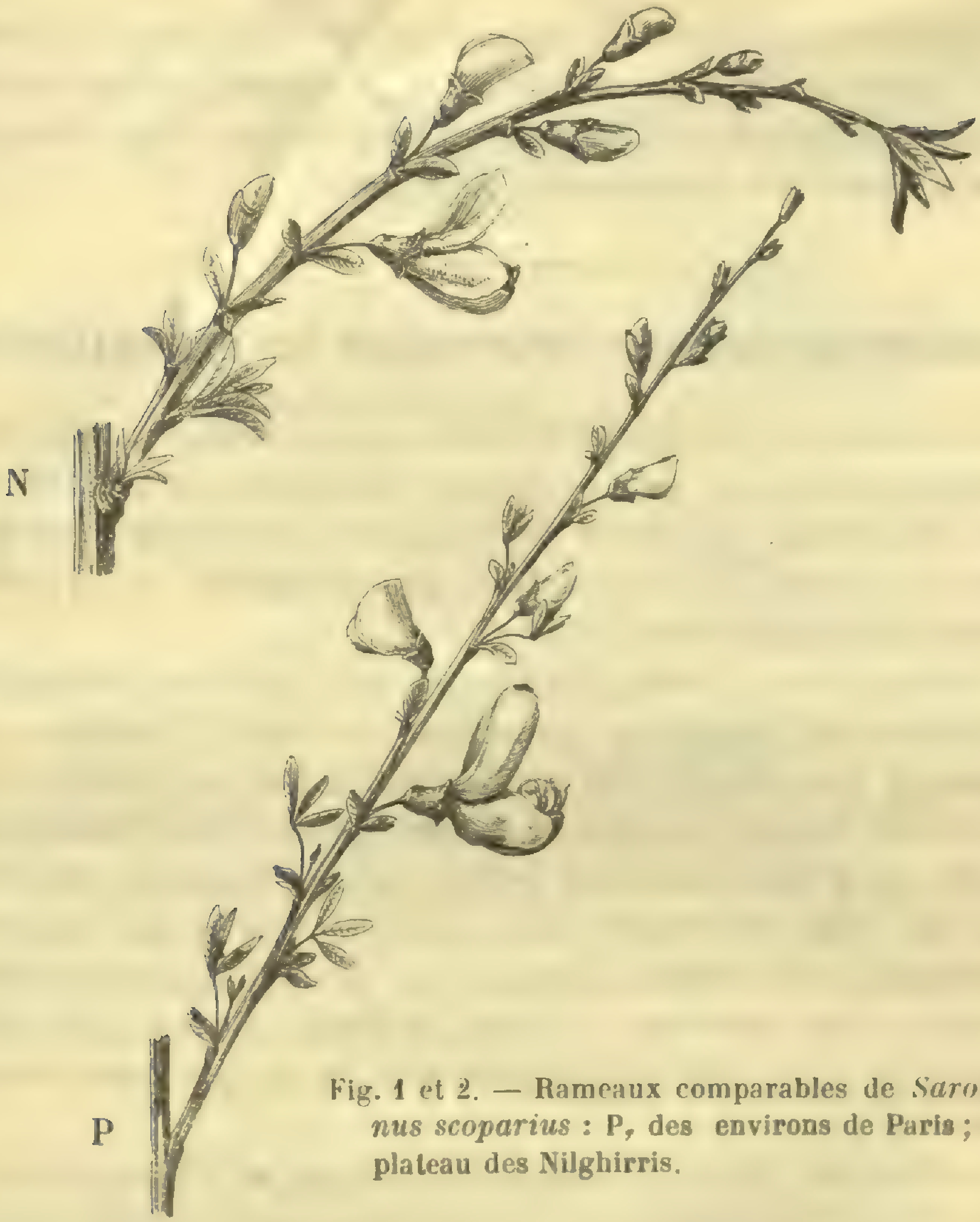


Fig. 1 et 2. — Rameaux comparables de *Sarothamnus scoparius* : P, des environs de Paris ; N, du plateau des Nilghirris.

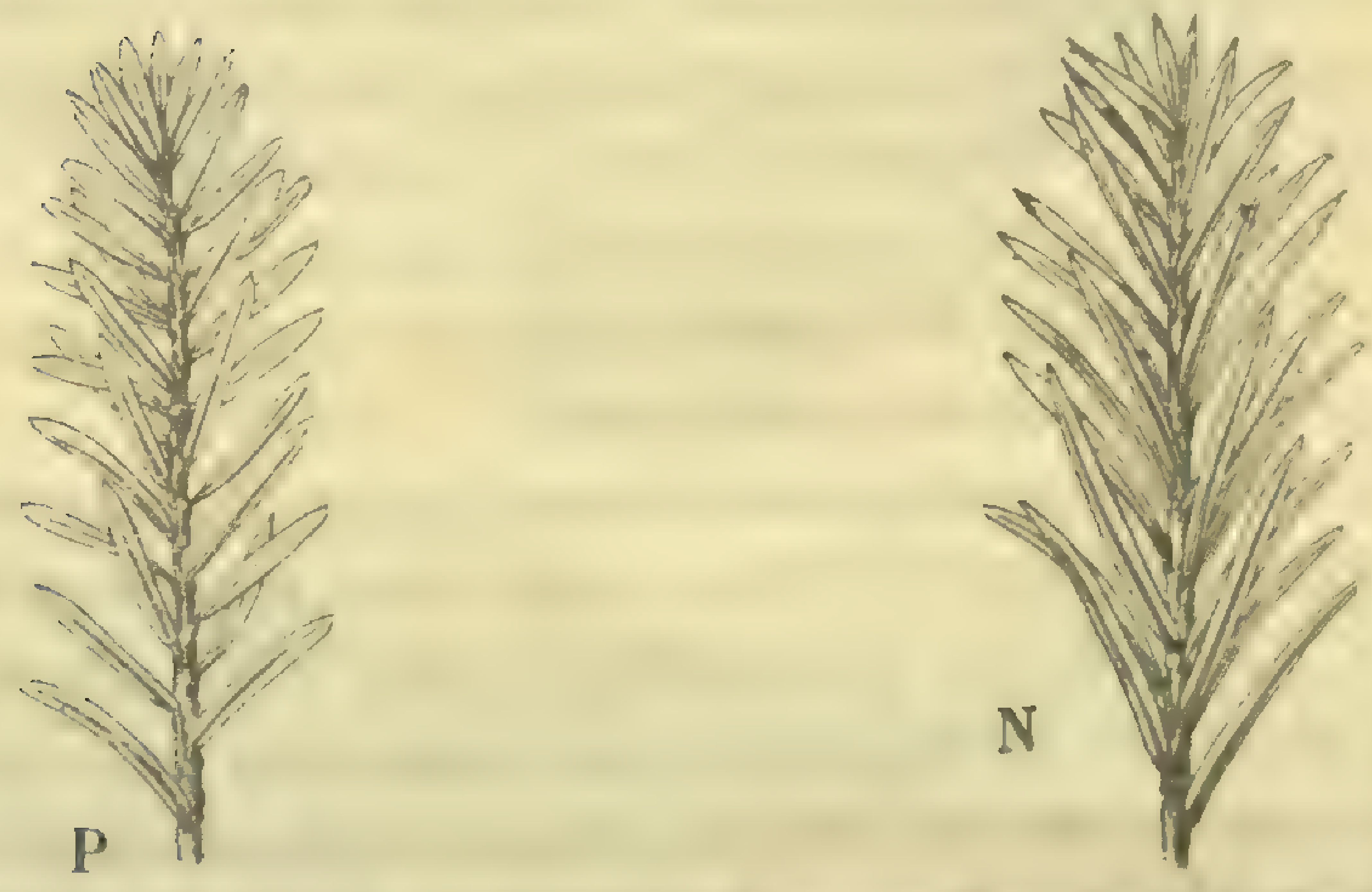


Fig. 3 et 4. — Rameaux comparables de *Taxus baccata* : P, des Environs de Paris; N, du plateau des Nilghirris.

3° Espèces spontanées ou complètement naturalisées : *Quercus Robur*, *Quercus Ilex*, *Hedera Helix*, *Olea vulgaris*, *Erica arborea*, *Lonicera Caprifolium*, *Ulex eurapæus*, *Taxus baccata*, *Thuia orientalis*, *Buxus sempervirens*, *Sarothamnus scoparius*.

1° ÉTUDE DES ESPÈCES SPONTANÉES OU NATURALISÉES.

J'ai commencé par étudier les espèces spontanées et naturalisées en les comparant aux mêmes espèces spontanées ou plantées aux environs de Paris, afin de me rendre compte tout d'abord des différences de forme et de structure que présentent les végétaux semblables dans les deux contrées considérées.

D'une manière générale, les plantes spontanées ou naturalisées du plateau des Nilghirris, présentent des tiges à rameaux plus robustes, à entrenœuds plus serrés ; les feuilles sont plus épaisses et à pétioles souvent raccourcis ; le port général de la plante, dont la taille est à peu près aussi grande qu'aux environs de Paris, offre, par suite, un aspect assez différent. C'est ce que montrent, par exemple, des rameaux comparables de *Sarothamnus scoparius* recueillis d'une part aux environs de Paris, d'autre part sur le plateau de l'Inde méridionale (fig. 1 et 2) ou du *Taxus baccata* (fig. 3 et 4).

La structure révèle un singulier mélange de caractères qu'on pourrait appeler « alpins », et de caractères qu'on pourrait désigner sous le non de « méditerranéens ». Certains caractères communs à ces deux catégories, s'observent chez toutes les plantes des Nilghirris. Ce sont surtout les deux suivants : développement plus grand des tissus assimilateurs, épaisseur plus marquée de la cuticule de l'épiderme, des parois des cellules hypodermiques et, en général, de celles de tous les tissus protecteurs.

Chez les feuilles de toutes les plantes, le tissu en palissade est, en effet, plus différencié et plus épais pour les échantillons des Nilghirris, les cellules palissadiques sont plus allongées, plus serrées, à grains de chlorophylle plus nombreux dans chaque cellule, et le nombre des assises en palissade est souvent plus grand. C'est ainsi que les feuilles de l'If *(Taxus baccala)*, présentent trois assises de cellules en palissade (N, fig. 5), au lieu de une ou deux

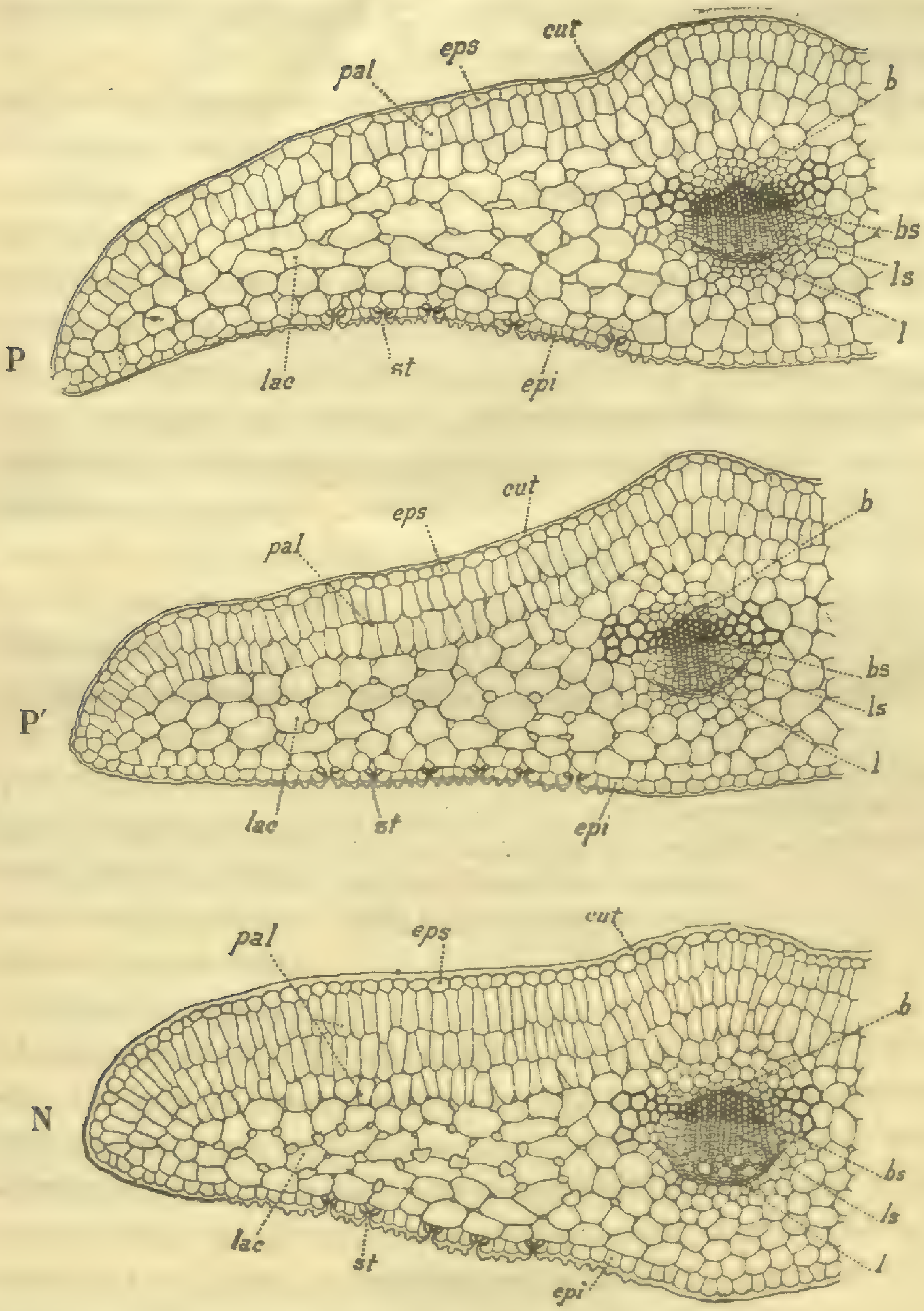

cut
eps
pal
b
bs
ls
l
P
lac
st
epi
cut
eps
pal
b
bs
P′
ls
l
lac
st
epi
pal
eps
cut
b
N
bs
ls
lac
l
st
epi

Fig. 5 à 7. — Coupes transversales de feuilles comparables de *Taxus baccata* ; P, des Environs de Paris, localité ombreuse ; P′, des Environs de Paris, localité soleilleuse ; N, du Plateau des Nilghirris. — Lettres communes : *eps*, épiderme de la face supérieure ; *cut*, cuticule ; *pal*, tissu en palissade ; *lac*, tissu lacuneux ; *b*, bois primaire ; *bs*, bois secondaire ; *l*, liber primaire ; *ls*, liber secondaire ; *st*, stomates ; *epi*, épiderme de la face inférieure.

(P et P′, fig. 5) ; celles du Buis *(Buxus sempervirens)*, ont quatre à cinq assises palissadiques bien différenciées au lieu de trois à quatre assises peu marquées, etc., etc.

Des feuilles de Chêne *(Quercus Robur)* ont été recueillies à Ootacamund sur le même arbre, les unes sur des branches exposées au Sud, les autres sur des branches exposées au Nord et comparées à diverses feuilles de la même espèce récoltées aux environs de Paris dans des localités soleilleuses. Dans tous les cas, ces feuilles ne présentent qu'une seule assise de cellules palissadiques, mais le développement de cette assise présente de grandes différences. Les cellules de cette assise sont étroites, allongées et occupent plus de la moitié de l'épaisseur du limbe chez les feuilles de chêne d'Ootacamund exposées au Sud (N, fig. 8), tandis qu'aux environs de Paris, l'assise palissadique des feuilles de Chêne n'occupe environ que le tiers de l'épaisseur de la feuille (P, fig. 8) et est formé de cellules plus larges, moins riches en grains de chlorophylle. Les feuilles de Chêne recueillies à Ootacamund à l'exposition du Nord, ont les palissades moins développées que dans les feuilles exposées au Sud, mais plus accentuées encore cependant que chez les feuilles des environs de Paris exposées au Midi. Le Chêne-vert *(Quercus Ilex)* où les palissades sont toujours plus développées, acquiert à l'exposition du Midi, sur le plateau des Nilghirris, un tissu qui n'est plus formé absolument, en dehors de l'épiderme et des nervures, que par des assises palissadiques (fig. 10) ; on y trouve uniquement six ou sept assises de cellules allongées, moins serrées entre elles vers la face inférieure de la feuille, bien qu'ayant toujours la forme de cellules allongées en palissade.

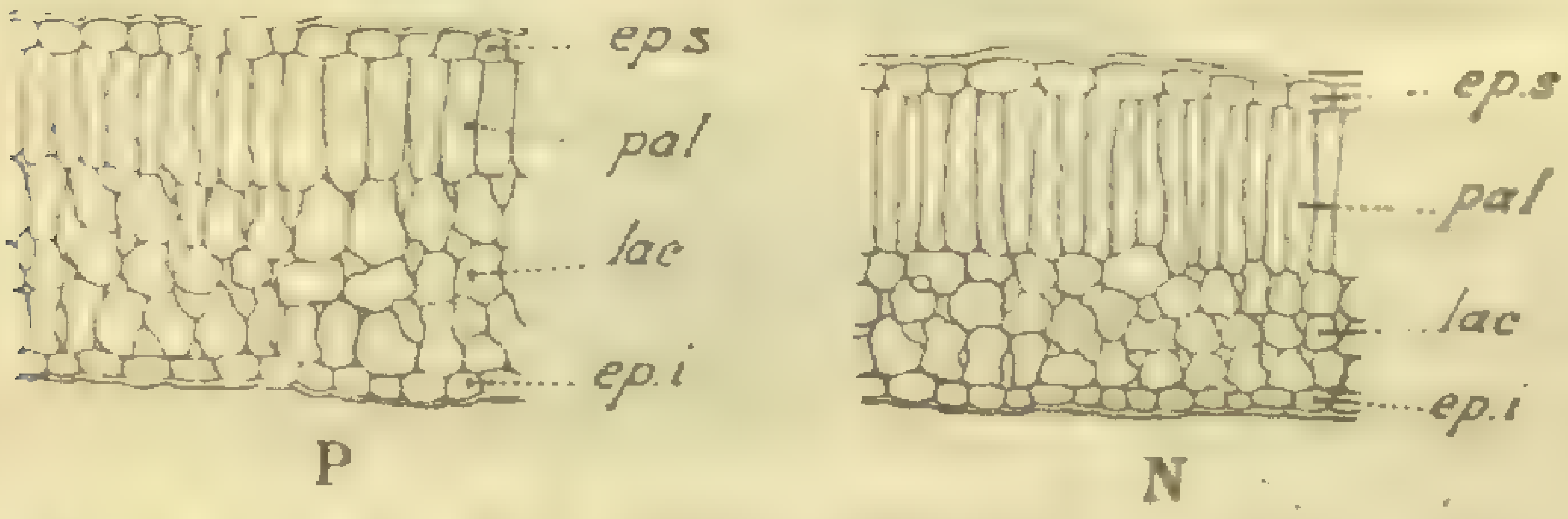


Fig. 8 et 9. — Coupes transversales de feuilles comparables de *Quercus Robur* : P, des Environs de Paris (localité soleilleuse) ; N, du plateau des Nilghirris (côté Sud. — Lettres communes : *eps*, épiderme de la face supérieure ; *pal*, tissu en palissade ; *lac*, tissu lacuneux ; *epi*, épiderme de la face inférieure.

Au sujet du second caractère commun, à la fois alpin et méditerranéen, c'est-à-dire du développement plus grand des tissus protecteurs, on peut dire que les feuilles et les jeunes tiges de toutes les plantes examinées ont une cuticule plus forte (voyez *cut*, en N, fig. 5), les cellules de l'écorce, au moins chez les assises hypodermiques à parois plus épaisses et que, chez les tiges âgées, le liège est plus développé.

Les causes principales de ces changements communs sont faciles à déterminer par les résultats connus de la morphologie expérimentale. Le grand développement des tissus assimilateurs de la feuille tient à la plus grande quantité de lumière reçue pendant leur développement. Le renforcement des tissus protecteurs est corrélatif par son caractère alpin, de la protection contre les brusques changements de température du jour et de la nuit, et par son caractère méditerranéen de la protection contre une trop forte transpiration.

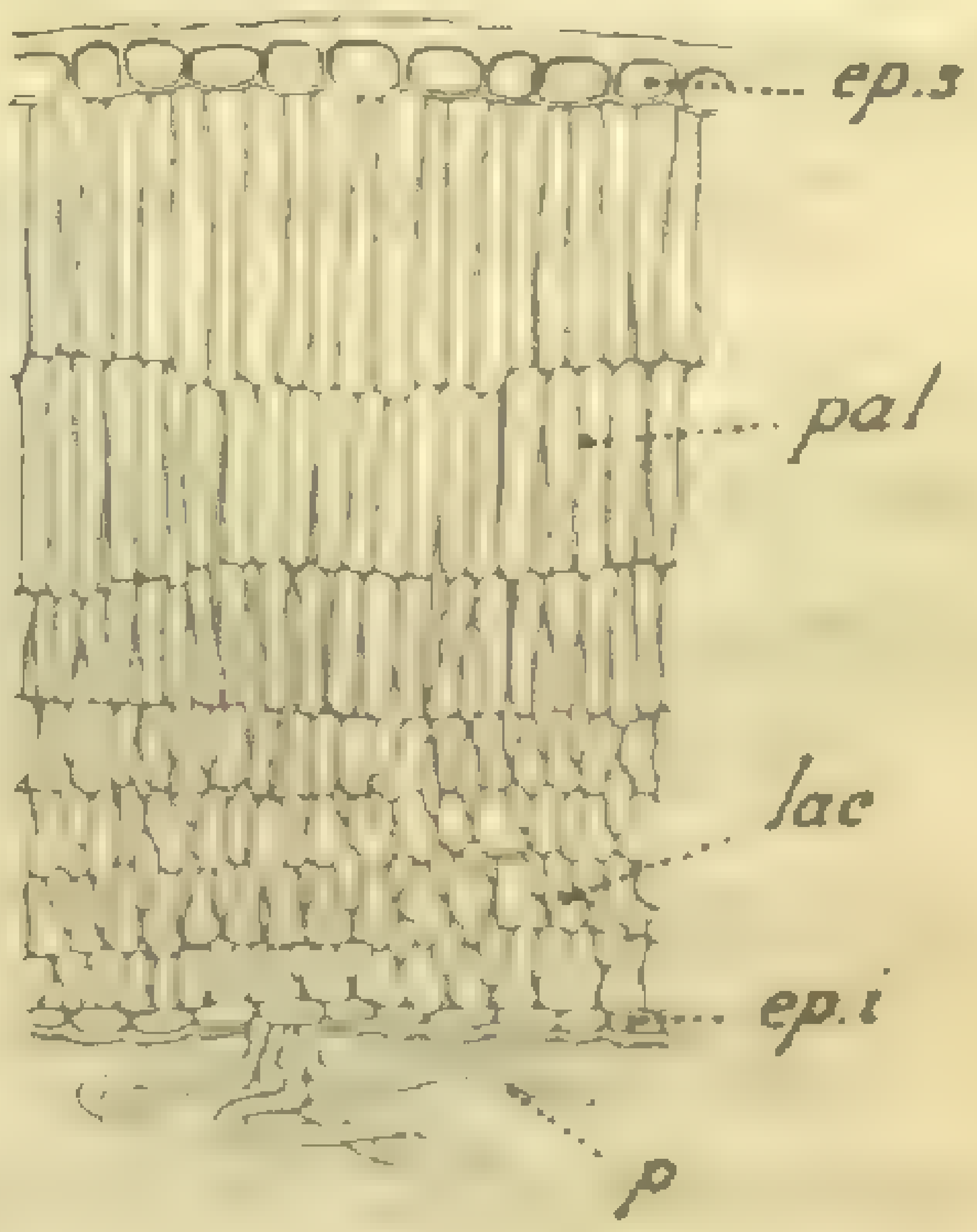


Fig. 10. — Coupe tranversale de la feuille de *Quercus Ilex* du plateau des Nilghirris : *eps*, épiderme de la face supérieure ; *pal*. tissu palissadique : *lac*, tissu lacuneux à cellules palissadiques ; *epi*, épiderme de la face inférieure ; *p*, poils.

Les caractères purement alpins, évidemment dus à l'altitude, qu'on observe chez les plantes du plateau des Nilghirris sont l'aspect plus trapu des rameaux, les entre-nœuds plus serrés, les canaux sécréteurs plus développés chez les végétaux qui présentent ces formations.

Les caractères plutôt méditerranéens de ces mêmes végétaux du plateau indien et qui viennent se superposer aux précédents, sont en rapport avec la sécheresse de l'air et la plus longue persistance des feuilles. Ce sont principalement les suivants : sclérification plus grande du péricycle, fibres du bois secondaire plus nombreuses, différenciation plus grande des éléments libériens.

On retrouve ces caractères en comparant la structure des tiges des mêmes espèces spontanées ou naturalisées depuis longtemps dans les deux régions en question.

Il suffira de citer les observations suivantes faites dans deux régions comparables des tiges étudiées.

Chez le *Sarothamnus scoparius*, les échantillons des Nilghirris présentent par rapport à ceux les plus variés récoltés aux environs de Paris, les différences suivantes : stomates non saillants, sommet des côtes avec deux assises hypodermiques, de cellules à parois plus épaisses, fibres plus épaissies, bois secondaire avec deux zones de vaisseaux très nettes par année et à fibres ligneuses plus épaisses ; liber plus différencié. Il en est de même pour l'*Ulex europæus*.

Chez le *Thuia orientalis*, on observe des différences analogues auxquelles il faut ajouter un liège plus développé et des canaux sécréteurs plus grands, des fibres libériennes plus épaisses et plus nombreuses.

Chez le *Taxus baccata*, il faut signaler en outre chez les échantillons des Nilghirris : un épiderme à cuticule encore plus épaisse que dans les exemples précédents, une moelle plus épaisse et plus scléreuse, un liber à cellules plus larges (*l*, en N, fig. 5).

Le *Buxus sempervirens* présente aussi un bois secondaire plus développé à vaisseaux nombreux.

Les jeunes branches de *Quercus Robur* des échantillons de l'Inde ont également des vaisseaux plus gros et plus nombreux, des fibres plus épaisses, la moelle rapidement lignifiée ; plus tard, on voit que le liège y est plus développé.

2° ÉTUDE DES PLANTES DU JARDIN D'OOTACAMUND

L'étude des plantes de jardin, depuis longtemps acclimatées à Ootacamund, fait voir que les caractères présentés par les plantes spontanées ont été acquis peu à peu par les plantes introduites. Celles-ci se sont adaptées au climat des Nilghirris et offrent par rapport aux mêmes espèces cultivées dans les environs de Paris, des différences tout-à-fait comparables à celles dont nous venons de parler.

Prenons d'abord la Verveine des jardins (*Verbena chamædryfolia*) ; l'échantillon de l'Inde, comme on le voit en comparant les figures P et N (fig. 11 et 12), a des tiges à entre-nœuds plus courts, à feuilles plus petites. En outre, toute la plante est recouverte de poils plus nombreux, plus longs et plus serrés, les feuilles sont plus plissées et à dents plus aiguës. L'ensemble général de la plante est plus trapu. Les figures P et N (fig. 13 et 14) représentent la coupe transversale de la tige, dans les deux cas en des régions de la plante comparables.

Chez la plante de l'Inde (N, fig. 13), l'épiderme est à cellules plus cohérentes, le collenchyme *col*, très développé aux quatre angles de la tige, a des cellules plus serrées. A l'intérieur de ce tissu, les fibres de soutien sont mieux développées et leurs parois sont imprégnées de lignine, ce qui les rend plus fortes et plus solides. On peut remarquer que le bois *b*, est plus épais et à vaisseaux nombreux.

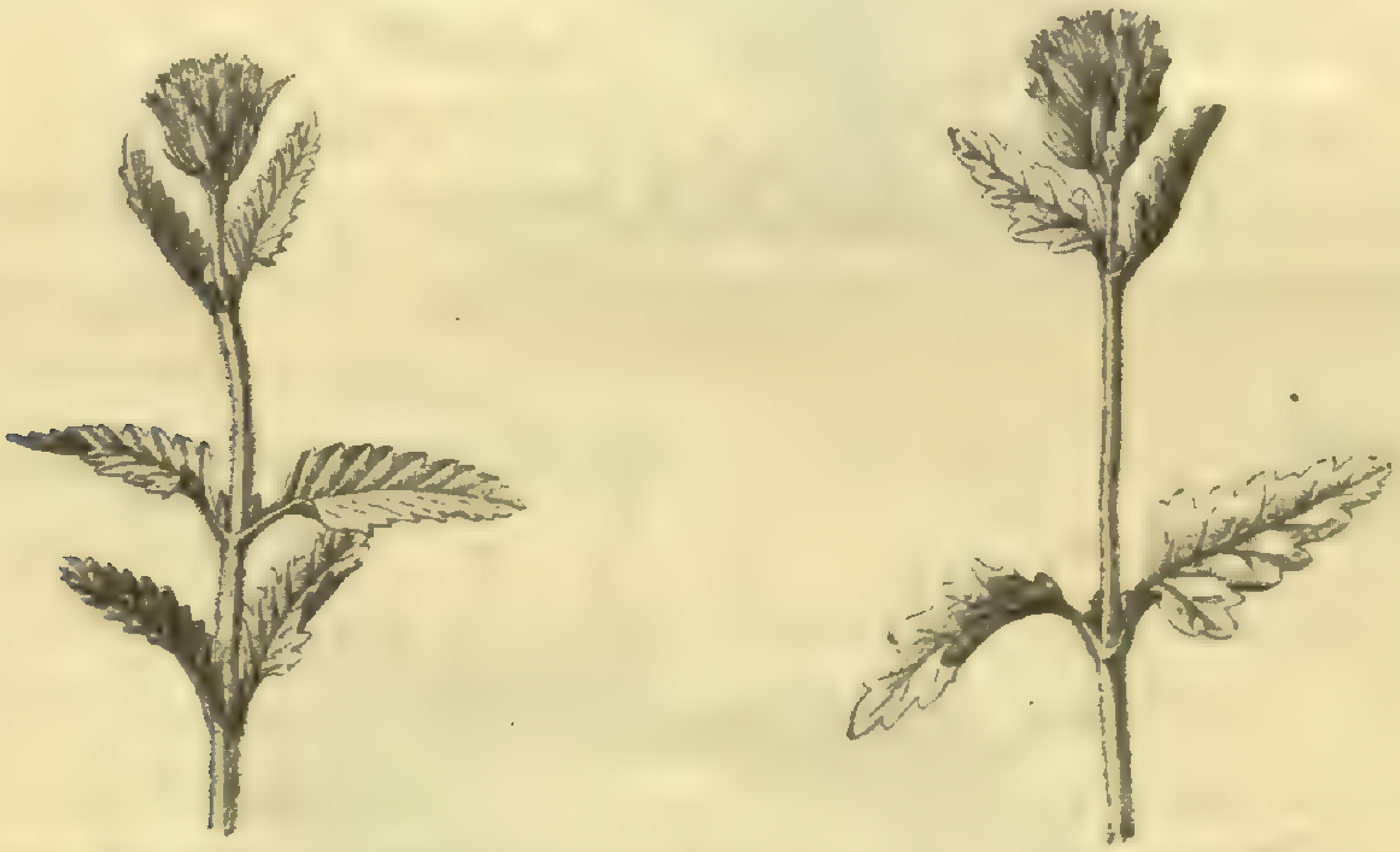


Fig. 11 et 12. — Rameaux comparables, en boutons, de *Verbena chamædryfolia* : P, des cultures des environs de Paris ; N, des cultures du jardin d'Ootacamund.

Si l'on compare l'anatomie des feuilles de ces deux plantes on trouve chez la Verveine de l'Inde des cellules épidermiques relativement plus grandes et comme chez toutes les plantes précédentes un tissu en palissade beaucoup plus développé.

La cohérence plus étroite des cellules qui constituent l'assise épidermique, le développement plus marqué du collenchyme indiquent une accentuation des tissus qui protègent la plante contre les brusques variations de température. Ce sont donc là encore des caractères qu'on observe chez les plantes cultivées à de hautes altitudes dans les Alpes et dans les Pyrénées où comme l'on sait il se produit aussi, lorsque les feuilles se développent une alternance entre les températures très élevées de la journée et les températures très basses de la nuit.

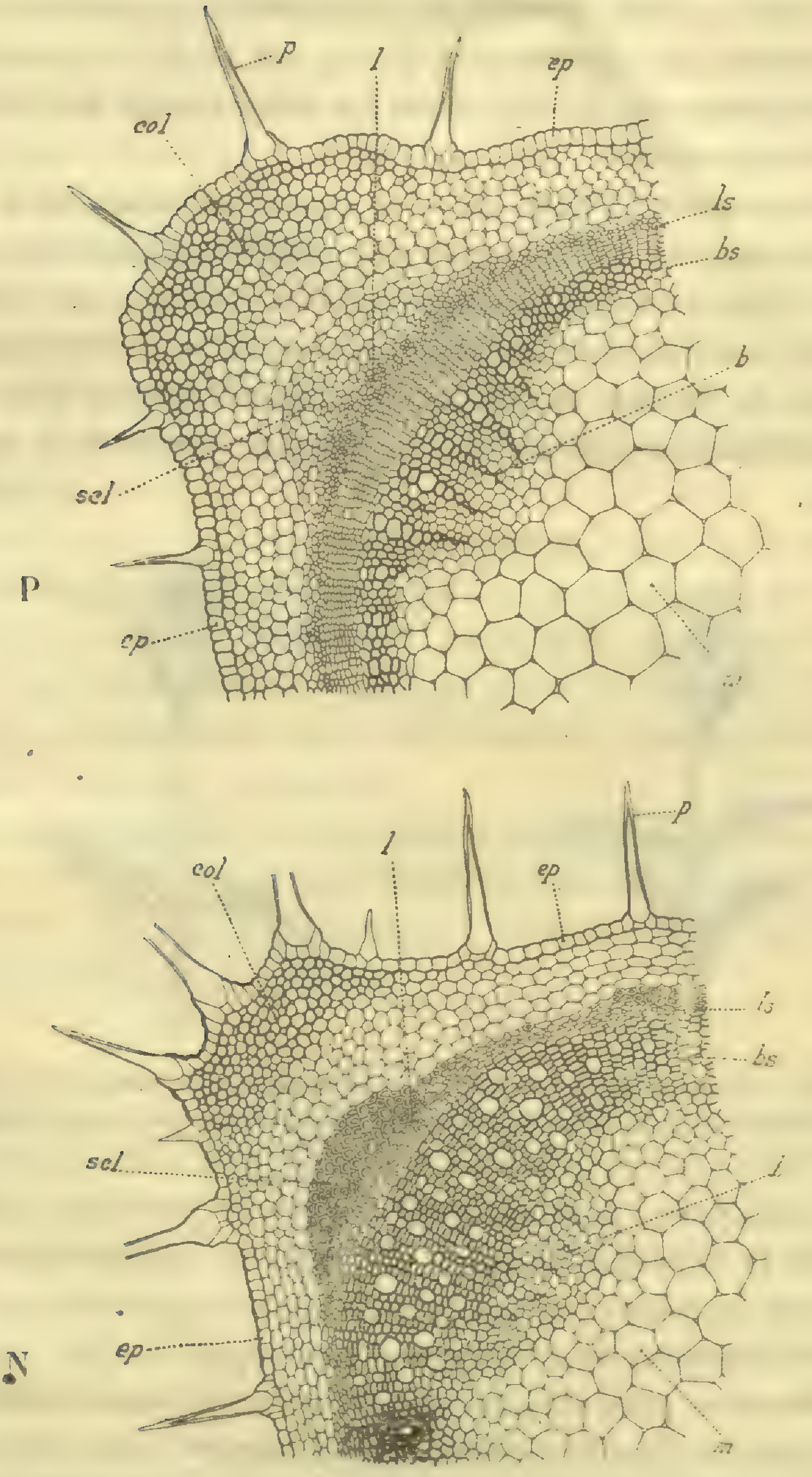

p
l
ep
col
ls
bs
b
scl
P
ep
m
p
l
ep
col
ls
bs
scl
l
ep
N
m

Fig. 13 et 14. — Coupes transversales des régions comparables des tiges de *Verbena chamædryfolia* : P, cultivée aux environs de Paris ; N, au jardin d'Ootacamund. — Lettres communes : *ep*, épiderme ; *p*, poils ; *col*, collenchyme ; *scl*, sclérenchyme péricyclique ; *l*, liber primaire ; *ls*, liber secondaire ; *bs*, bois secondaire ; *b*, bois primaire ; *m*, moelle.

D'autre part, le grand développement du bois et des vaisseaux et le grand nombre des fibres ligneuses sont des caractères qu'on n'observe pas chez les plantes alpines mais qui sont au contraire très marqués chez les plantes méditerranéennes des localités sèches dont les feuilles persistent très longtemps.

Les autres plantes de jardin présentent des différences plus ou moins analogues à celles que l'on observe chez la Verveine. Parfois les caractères dont nous venons de parler sont plus saillants et pour d'autres plantes ils sont au contraire moins accentués, mais, d'une manière générale, toutes les espèces observées offrent des variations qui se produisent toujours dans le même sens.

En outre, ce sens de variation est le même que celui qu'on remarque chez les plantes qui croissent naturellement sur le plateau du Nilghirris. Les espèces cultivées dans le jardin d'Ootacamund ont donc certainement acquis, depuis qu'elles y ont été introduites, des caractères d'adaption au climat qui rapprochent leur forme et leur structure de celles qui caractérisent la végétation de cette curieuse contrée.

Je citerai encore quelques espèces de jardin que j'ai étudiées au même point de vue :

La Pâquerette (*Bellis perennis*) offre dans l'Inde des feuilles plus fermes dont la rosette est plus serrée ; le pédoncule qui porte le capitule de fleurs est plus court et plus épais. Il renferme des faisceaux libéro-ligneux plus développés. Les feuilles ont trois à quatre assises de tissu palissadique au lieu de une à deux qu'on observe le plus souvent chez les feuilles de Pâquerette cultivée dans notre climat.

L'Anthemis des jardins *(Anthemis arabica)*, montre des modifications semblables.

Chez la feuille de *Digitalis purpurea* du jardin d'Ootacamund, il n'y a, comme dans la plante des jardins de nos contrées, qu'une seule assise palissadique, mais les cellules qui la forment sont, en moyenne, d'un tiers plus allongées et en même temps plus étroites. Si l'on compare les pédoncules, notamment ceux des fleurs les plus inférieures de la grappe, au moment de l'ouverture des anthères, on constate que leurs sections transversales présentent de grandes différences (P et N, fig. 15 et 16). Dans le pédoncule de la plante d'Ootacamund, on remarque un épiderme et un hypo-

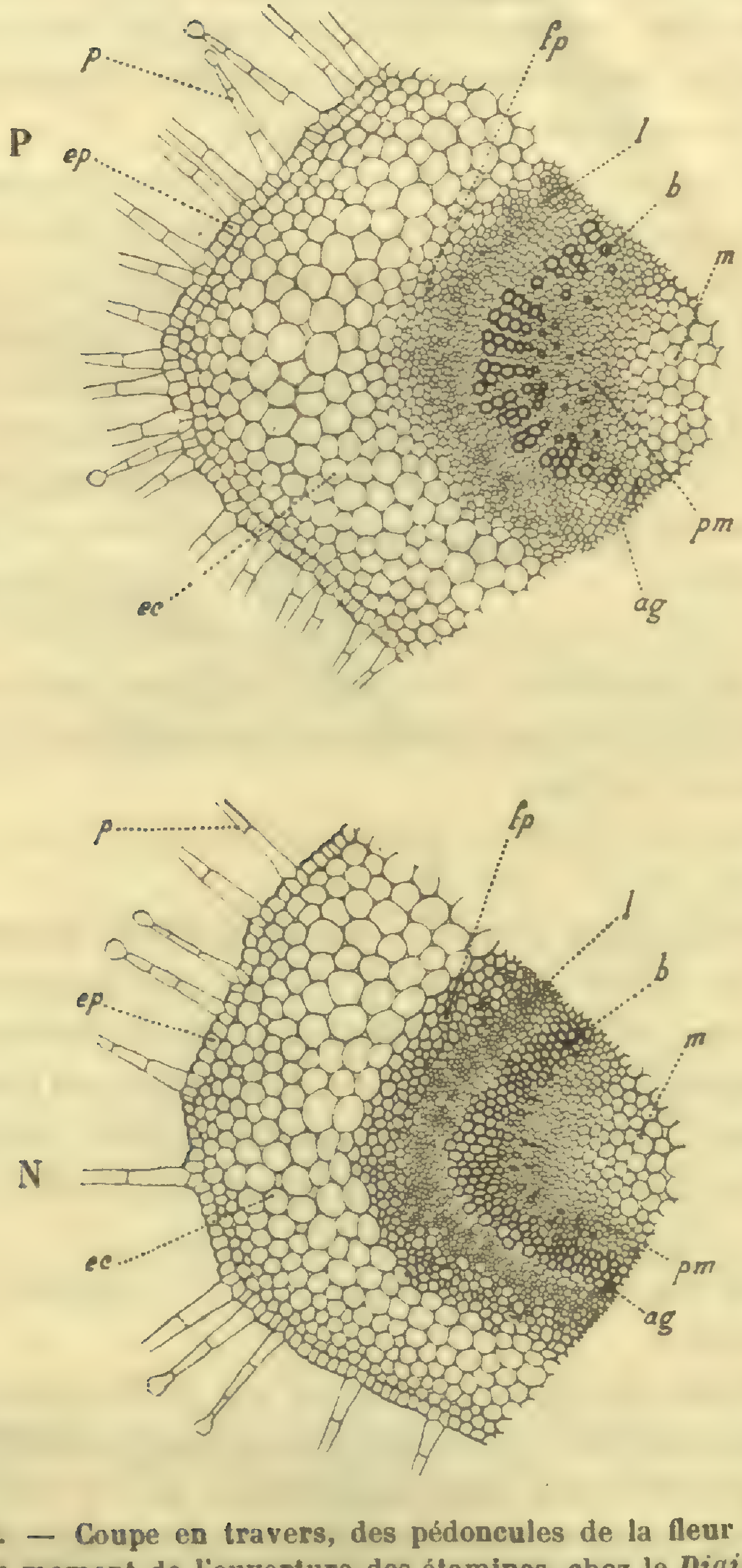


Fig. 15 et 16. — Coupe en travers, des pédoncules de la fleur inférieure de la grappe, au moment de l'ouverture des étamines, chez le *Digitalis purpurea* : P, cultivée aux environs de Paris.; N, cultivée dans le jardin d'Ootacamund. — Lettres communes : *ep*, épiderme ; *ec*, écorce ; *fp*, péricycle ; *b*, bois ; *l*, liber ; *m*, moelle ; *pm*, zone périmédullaire ; *p*, poils.

derme dont les cellules ont les parois beaucoup plus épaisses, un péricycle qui est lignifié au lieu d'être cellulosique, un liber plus différencié, un bois bien plus lignifié.

Les plantes grimpantes comme le Lierre (*Hereda Helix*), le Chèvrefeuille (*Lonicera Caprifolium*) montrent des différences sensibles dans les feuilles, mais beaucoup moins prononcées dans les tiges, surtout au point de vue des fibres, ce qui se comprend facilement, puisque ces tiges sont également soutenues dans les deux cas.

Si maintenant l'on examine les plantes cultivées dans le jardin d'Ootacamund par des graines renouvelées tous les ans ou presque tous les ans, et venant de France, on ne trouve pour ainsi dire aucune différence sensible entre leur structure et celle des mêmes espèces cultivées aux environs de Paris. C'est que ces espèces n'ont pas eu le temps de s'adapter au nouveau climat dans lequel on les fait croître. Ainsi, la structure est tout-à-fait semblable sur le plateau des Nilghirris et aux environs de Paris pour toutes les espèces qui y sont renouvelées constamment : chez l'*Antirrhinum majus*, les *Viola tricolor*, *Petunia nyctaginiflora* ; c'est à peine si on peut trouver une légère modification des feuilles pour les *Reseda odorata* et *Alyssum maritimum*.

CONCLUSIONS

En somme, les comparaisons des plantes spontanées ou naturalisées, des plantes de jardin acclimatées et des plantes cultivées non encore acclimatées dans le jardin d'Ootacamund permettent de formuler les conclusions suivantes :

Le plateau des Nilghirris (Inde méridionale) n'est pas à une assez grande altitude pour que les végétaux y acquièrent tous les caractères des plantes de la région alpine, mais ils ont cependant certains caractères alpins ; l'égalisation relative de la température superpose des caractères méditerranéens aux caractères alpins. D'autre part, le climat tempéré du plateau permet aux plantes cultivées de nos contrées de s'y développer et de s'y reproduire en modifiant leur forme et leur structure de manière à s'adapter aux conditions météorologiques spéciales de cette région.

Les plantes du jardin d'Ootacamund offrent tous les degrés de cette adaptation progressive.

CONTRIBUTION
A LA
BIOLOGIE DES ENTOMOPHYTES

par M. Marcel MIRANDE

On sait que beaucoup de Champignons vivent en saprophytes ou en parasites aux dépens d'animaux recouverts de téguments chitineux, principalement d'Insectes et d'Arachnides. Les Insectes même possèdent, chez les Champignons, des parasites bien spéciaux pour lesquels depuis longtemps déjà les Botanistes ont créé le groupe des *Entomomycètes*, groupe, cela va sans dire, de valeur biologique et non systématique. Mais les champignons ne sont pas les seules plantes qui s'attaquent à ces animaux ; il faut aussi faire la part d'autres végétaux inférieurs comme les microbes et grouper toutes ces formes sous le nom général, souvent employé, d'*Entomophytes*.

Si ces végétaux se sont adaptés à la vie sur des animaux aussi particuliers, c'est apparemment, que non seulement ils trouvent sur ces hôtes les aliments qui leur sont nécessaires, mais encore qu'ils ne les trouvent que là, ou mieux, qu'ils ne les trouvent que là sous des formes qu'ils peuvent aisément rendre assimilables.

Déjà en 1853 Charles Robin (1) écrivait : « L'impossibilité de croître ailleurs dont quelques espèces présentent des exemples (*Laboulbenia*, etc.) semble prouver que réellement le végétal emprunte à ces parties du corps animal les quelques principes nécessaires à son existence.... Chez quelques Insectes, la présence du champignon détermine un suintement de substance muqueuse, parfois demi-solide qui favorise certainement l'accroissement du végétal jusqu'au moment où l'être succombe. »

---

(1) Ch. Robin. — *Histoire naturelle des végétaux parasites qui croissent sur l'homme et les animaux vivants.* Paris, 1853, p. 270.

A l'époque de Robin l'on ne connaissait pas encore les méthodes artificielles de culture qui ont, de nos jours, entre les mains d'habiles expérimentateurs, servi avec grand succès à l'étude de beaucoup de formes. Mais l'opinion de ce savant n'en conserve pas moins aujourd'hui toute sa valeur. D'ailleurs, si quelques champignons parasites des Insectes ont pu être cultivés en dehors de leurs hôtes habituels, il en est d'autres, notamment les Laboulbénaciées, pour lesquels on n'a pu encore trouver de milieu artificiel favorable.

Ces champignons puisent donc avec facilité, dans les milieux animaux auxquels ils se sont adaptés, les éléments nécessaires à la synthèse de la matière vivante. Privés de chlorophylle et pour cette raison dominante soumis au saprophytisme ou au parasitisme, l'aliment principal de ces végétaux, l'aliment de primordiale nécessité est celui qui est susceptible de leur fournir le carbone dont ils ont besoin. L'absence de matière verte les prive non seulement de la faculté de l'assimilation directe du carbone, mais encore de la source d'énergie empruntée aux radiations solaires. Ils sont donc obligés d'emprunter à une autre source l'énergie indispensable à ce phénomène endothermique qu'est l'assimilation de l'azote, et cette source n'est autre que l'aliment carboné lui-même. La nécessité du carbone domine donc la nécessité de l'azote ; l'assimilation de ce dernier élément est subordonnée à l'assimilation du premier ; en un mot, de l'aliment carboné dépend la vie même de ces êtres.

Quelques entomophytes, comme le champignon de la Muscardine des Vers à soie, accomplissent la première partie de leur développement à l'intérieur de l'hôte et principalement aux dépens du tissu adipeux. Dans ce cas particulier les corps gras semblent être l'aliment primordial source de carbone et source d'énergie. Beaucoup de champignons sont capables, on le sait, de dédoubler les matières grasses, d'oxyder et de disloquer les acides gras comme la plupart des autres acides organiques, et de les transformer en eau et en acide carbonique.

Ainsi que je m'en suis assuré, dans certains cas, la substance qui forme le revêtement chitineux des Insectes, la *chitine*, est dissoute sur le passage des filaments mycéliens. Des diastases spéciales dissolvent évidemment cette substance et la transforment en principes assimilables. Cette substance est considérée généralement comme un glucoside, et la *chitosamine* corps voisin du glucose, quoique légèrement azoté, est un des produits de la décomposition de la chitine. Il est fort possible que les diastases fongiques aboutissent, en fin de transformation, à du glucose, facilement assimilable et à la fois source de carbone et d'énergie.

Les hydrates de carbone et principalement le glucose, paraissent être les substances qui se prêtent le mieux à ce double rôle. Le glucose est très souvent utilisé, du reste, dans les milieux artificiels de culture. Aussi, tout fait nouveau tendant à mettre en lumière l'existence, dans les animaux chitineux, d'une source hydrocarbonée susceptible d'être utilisée par les champignons qui vivent à leurs dépens est donc d'un grand intérêt.

C'est pourquoi, je désire, par ces quelques lignes, attirer l'attention des Botanistes sur un fait que j'ai découvert il y a quelque temps chez les Arthropodes (1). Je rappellerai ce fait aussi succinctement que possible en indiquant les procédés techniques très simples qui seront utiles aux entomomycologues désireux de le vérifier et d'étudier à ce point de vue nouveau les rapports entre la plante et l'animal.

⁂

Plaçons dans un peu de liqueur cupro-potassique de Fehling des larves d'Arthropodes ou des individus parfaits, morts ou vivants. Après un séjour de quelques minutes dans le réactif, portons à l'ébullition pendant quelques instants. Après un bon lavage à l'eau, disposons le tégument pour l'observation au microscope. A cet effet, il suffit, si l'animal est de petite taille, de l'écraser entre deux lames de verre et de le laver à plusieurs reprises jusqu'à ce qu'il soit complètement vidé. Ou bien, après avoir ouvert l'animal on découpe des fragments de tégument que l'on nettoie avec soin. Le réactif et la chaleur ayant ramolli les organes internes et les ayant même dissous en partie, le tégument est facilement réduit ainsi à sa cuticule chitineuse. On peut ensuite monter ce tégument, entier ou en fragments, dans la glycérine, ou, d'une manière permanente, dans la gélatine glycérinée.

---

(1) Mirande : *Sur une nouvelle fonction du tégument des Arthropodes.* Comp. rendu hebd. des séances de la Soc. Biol. Fr. 19 novembre 1904. — *Sur la présence d'un corps réducteur dans le tégument chitineux des Arthropodes.* Archives d'anatomie microscopique. T. VII, p. 207. — *Sur une nouvelle fonction du tégument des Arthropodes considéré comme organe producteur du sucre.* Archives d'anatomie microscopique. T. VII, p. 232.

Si l'on observe alors la préparation, on voit qu'à l'intérieur de la cuticule chitineuse, mais dans sa partie superficielle, s'est effectué le dépôt bien connu de sous-oxyde de cuivre. Le précipité se forme rigoureusement dans les points où se trouve le corps qui lui donne naissance. Autrement dit, les granules d'oxyde cuivreux ne se répandent, ni en dehors de l'animal, au sein du réactif et dans le tube à essai où l'on fait l'opération, ni dans le liquide du porte-objet. Ces granules sont immobiles en la place même où ils se sont formés et on les met difficilement en mouvement par pression sur la lamelle. De plus, si sur une même espèce, l'on recommence l'opération un grand nombre de fois, les granules cuivreux dessinent, sur le tégument, exactement les mêmes figures, indiquant ainsi des localisations précises.

Si au lieu de la liqueur de Fehling l'on emploie du nitrate d'argent ou de l'iodure de mercure en solution alcaline, on obtient encore, localisées de la même manière, de belles réductions métalliques.

Le tégument chitineux des Arthropodes contient donc un corps réducteur dont nous indiquerons la nature dans un instant.

Ce corps réducteur existe normalement dans les strates chitineuses en des localisations absolument fixes, parfois en quantité si considérable, que par l'action de la liqueur de Fehling, on peut, en quelque sorte, métalliser un tégument tout entier.

Suivant l'individu considéré, le précipité se présente avec plusieurs dispositions générales qui coexistent très fréquemment. Tantôt les fines granulations d'oxydule de cuivre sont répandues dans la cuticule d'une manière uniforme ; tantôt, et c'est un cas assez fréquent, les granulations se disposent en amas régulier simulant des cellules. Ce dépôt en pseudo-cellules couvre parfois, surtout chez les larves, la surface entière du corps. Le précipité cuivreux se réunit aussi en amas très denses, formant sur la surface du tégument, en des points précis, de larges plaques brunes. Cette forme de dépôt en plaques ne manque même presque jamais, car elle est en relation avec les plages d'insertion des muscles sous-cutanés de l'animal. L'insertion de ces muscles se fait à la face interne de la cuticule chitineuse ; sur la surface externe de cette cuticule, au-dessus de la zone d'insertion du muscle, se fait un dépôt épais de granulations cuivreuses se disposant en une plaque dont la surface et la forme correspondent à la surface et à la forme de la plage d'insertion du muscle. La plage d'insertion du muscle est donc séparée de la plaque brune à précipité, de presque toute l'épaisseur de la cuticule chitineuse.

Les Insectes et leurs larves surtout, se prêtent avec la plus grande facilité à la constatation des faits que je viens d'indiquer. Les asticots du fromage de Roquefort (larves de *Piophila casei*) ceux dont se servent les pêcheurs pour amorcer leurs lignes (larves de diverses mouches), sont des exemples que l'on peut se procurer communément. Dans ces larves, des plaques brunes indiquent avec une grande netteté, sur la surface de la cuticule, les points d'attache de tous les muscles et dessinent, par leur ensemble, la symétrie du système musculaire.

Chez les larves le corps réducteur est très fréquemment répandu sur toute la surface du corps, et la liqueur de Fehling imprime sur la cuticule chitineuse, en granulations métalliques, les figures les plus variées sur lesquelles tranchent avec vigueur les plaques supra-musculaires. Chez les Insectes parfaits les localisations sont aussi très diverses : le corps réducteur est très souvent répandu sur toute la surface de la peau de l'animal ; dans tous les cas il ne manque presque jamais dans les zones articulaires où il se décèle soit par un précipité général, soit par un précipité en plaques supra-musculaires.

Le tégument des Myriapodes et surtout celui des Arachnides se montre particulièrement riche en corps réducteur. Un grand nombre d'espèces d'Araignées que l'on trouve partout à portée de sa main, fournissent d'intéressantes observations.

L'examen microscopique en surface d'une cuticule permet de se rendre compte que cette substance réductrice se trouve au sein des strates chitineuses superficielles, généralement même très près de la périphérie du corps de l'animal. Mais cet examen ne peut nous montrer les relations existant entre ces localisations et les tissus sous-jacents, muscles ou épithélium tégumentaire. Pour comprendre ces relations et pour saisir les points exacts où, dans ces couches chitineuses, se dépose le précipité cuivreux, il faut avoir recours à des coupes faites à travers les téguments. Les animaux traités au préalable par la liqueur de Fehling, débarrassés ou non de leurs organes internes, c'est-à-dire réduits ou non à leur tégument, se laissent sectionner avec facilité en coupes minces après inclusion dans la paraffine, sans que le précipité d'oxydule de cuivre ne soit, en aucune façon, altéré ou déplacé dans la succession des opérations nécessitées par l'inclusion.

Sur des coupes ainsi pratiquées, l'on se rend compte que le dépôt cuivreux s'effectue, dans la périphérie de la cuticule chitineuse, généralement au sein de fins canalicules débouchant à l'extérieur par des pores extrêmement petits. Une coupe faite à travers le tégument d'une araignée par exemple, est particulièrement instructive. La région moyenne de la cuticule est parcourue par un très grand nombre de fins canaux débouchant à l'extérieur. Ces canaux sont remplis d'un fin précipité de sous-oxyde de cuivre, et c'est ce précipité qui, dessinant en noir ces canalicules, les fait apparaître avec beaucoup plus de netteté.

Des animaux tués par n'importe quel procédé, se montrent, même après plusieurs mois, aussi riches en corps réducteur que lorsque la réaction est opérée sur le vif. Des larves de Mouches, noyées et abandonnées dans l'eau, montrent, après plus de deux mois, la réaction de Fehling. Cependant l'effet s'atténue peu à peu et finit par s'annuler par suite de l'envahissement des larves par les microphytes.

Chez les Insectes, pendant la transformation de la larve en imago, la présence du corps réducteur est soumise à des fluctuations bien déterminées. Les nymphes, les pupes, les téguments abandonnés au moment des mues, ne possèdent pas cette substance ; on la voit disparaître progressivement aux approches de la nymphose pour reparaître ensuite peu à peu chez l'Insecte parfait dans ses localisations caractéristiques.

Et maintenant quelle est la nature de ce corps réducteur ?

Les moyens microchimiques seuls me paraissent impuissants à arriver à cette détermination précise. Pour déterminer la nature de cette matière il est indispensable de l'isoler sous un état permettant de la soumettre à l'analyse chimique ordinaire. Je n'entrerai pas ici dans les détails de l'operation qui m'a servi à arriver à ce but, je me bornerai seulement à faire connaître la conclusion de cette analyse :

Le corps réducteur contenu dans les téguments chitineux des Arthropodes et qui donne sous l'action de la liqueur de Fehling les localisations que j'ai décrites est du glucose.

⁂

L'existence normale de sucre dans le tégument des Arthropodes étant bien reconnue, l'on prévoit qu'il sera intéressant désormais d'étudier, à ce point de vue nouveau, les relations qui existent entre ces animaux et les nombreux microphytes qui les envahissent. Ce sont surtout les rapports entre les Champignons et les Insectes qui intéresseront les Botanistes.

Les champignons entomophages sont assez nombreux. Beaucoup de Moisissures et de Saprolégnacées envahissent les cadavres des animaux chitineux lorsqu'ils les trouvent à leur portée ; ce ne sont pas des entomophytes spéciaux mais accidentels. Leur étude, au point de vue qui nous occupe, ne sera pas inutile mais nous offrira un intérêt moindre que celle des champignons spéciaux aux animaux à chitine.

Les Entomophthoracées nous offrent quatre genres spéciaux aux Insectes.

Parmi les Pyrénomycètes, quelques Sphériacées s'attaquent aux Arachnides, et le genre *Cordyceps*, parmi les Nectriacées, nous offre une centaine d'espèces parasites d'Insectes et parmi elles nous citerons la plus connue, le *C. militaris*.

Mais c'est parmi les Mucédinées, dans le vaste groupe des *Fungi imperfecti* que l'on trouve la plus grande quantité d'entomophytes. Le groupe complexe des *Isaria* fournit des exemples nombreux ; un certain nombre de formes, groupées par Giard sous le nom de Cladosporées entomophytes (*Oospora*, *Sporotrichum*, *Botrytis*, etc.), ont donné lieu déjà à divers travaux. C'est dans ce groupe que se trouve le célèbre champignon de la Muscardine des Vers à soie.

Enfin il existe toute une famille spéciale aux Insectes, celle des Laboulbéniacées qui depuis le genre primitif *Laboulbenia* s'est enrichie en peu de temps d'une quarantaine de genres aux formes fort curieuses.

Parmi tous ces champignons les uns sont saprophytes, beaucoup sont parasites.

Chez ces derniers, les uns végètent complètement à l'intérieur du corps de l'hôte, produisant un mycélium de plus en plus épais qui, après avoir dévoré presque tous les organes internes, forme un sclérote qui adopte la forme de l'animal et sur lequel se moule le tégument chitineux. De ce sclérote sortent de nombreux filaments qui viennent s'épanouir à l'extérieur et qui portent des conidies. C'est pendant cette seconde végétation, celle qui donnera naissance aux organes reproducteurs, que la peau jouera un rôle dans la nutrition du champignon et principalement le sucre dont nous avons appris à connaître les localisations.

Mais il est permis de supposer que cette substance doit jouer un rôle particulièrement important en ce qui concerne les parasites superficiels. Ils doivent, en effet, trouver dans les couches périphériques de la chitine, un milieu prope à leur fournir d'une manière fort simple l'aliment carboné qui leur est nécessaire. Très fréquemment, le sucre est répandu en abondance sur toute la surface du tégument, et du reste, l'on peut prévoir qu'il est constamment régénéré au fur et à mesure de l'emploi jusqu'au moment où l'animal succombe sous l'attaque du parasite. Parmi ces derniers parasites les Laboulbéniacées se font remarquer d'une manière spéciale. Ces champignons se réduisent à un simple appareil reproducteur, sorte de vésicule pédicellée dont l'appareil nourricier est simplement constitué par un pied formé d'une ou deux cellules, ne pouvant guère s'enfoncer, dans le tégument, plus profondément que la zone où est localisé le sucre.

Voici un exemple qui met en lumière d'une manière bien simple le rôle du sucre dans les téguments chitineux vis-à-vis des microphytes. Il n'intéresse pas les champignons cependant, mais c'est une observation d'une réalisation fort commode :

Des larves de la Mouche bleue de la viande (*Calliphora vomitoria*) conservées vivantes dans du sable un peu humide, ou dans la graisse ou la viande où elles sont nées, m'ont montré à de nombreuses reprises, installées d'une manière rigoureuse sur les plages supramusculaires dans lesquelles se fait sous l'action de la liqueur de Fehling un dépôt épais de granulations cuivreuses, c'est-à-dire sur les emplacements du sucre, des colonies compactes de grosses bactéries. Ces colonies, installées sur ces sortes de *nectaires animaux*, marquaient avec précision les zones d'insertions musculaires. Les mêmes larves, noyées et abandonnées dans l'eau, sont aussi envahies par des bactéries qui s'installent de la même façon.

Remarquons encore qu'un grand nombre de champignons entomophages, les uns à végétation superficielle, les autres ne végétant superficiellement qu'au moment de la fructification après avoir absorbé les tissus internes de l'animal, sont surtout localisés dans les zones d'articulation. Ces zones sont évidemment les surfaces chitineuses de moindre résistance, mais ce sont aussi les régions où se trouve constamment un riche dépôt de sucre. Dans les cas où les anneaux de l'animal n'en contiennent pas, il y en a toujours dans les surfaces articulaires.

Parmi les nombreux Insectes que j'ai examinés, diverses Sauterelles de nos prairies m'ont montré une grande quantité de substance sucrée mais répartie d'une manière beaucoup plus faible dans le thorax que dans l'abdomen. J'ai pu examiner aussi l'*Acridium Ægyptium* qui m'a fourni la même observation. Je puis, je crois, rapprocher ce fait, des observations de Giard (1) sur le *Lachnidium Acridiorum. Gd.*, champignon parasite du Criquet d'Afrique. Le *Lachnidium* se rencontre sur les Criquets infestés sous deux formes assez nettement séparées : la forme *Cladosporium* recouvre la partie antérieure de l'animal, la forme *Fusarium* végète sur la partie postérieure. Or, dans les cultures (où l'aliment carboné est du sucre) la première forme ne se maintient pas et passe à la forme *Fusarium*. L'on voit cependant réapparaître la forme *Cladosporium* quand le milieu s'appauvrit. Ne serait-ce pas ce qui se passe sur le Criquet lui-même ? La forme *Cladosporium* propre au milieu pauvre, végète sur la partie antérieure du corps de l'animal, pauvre en sucre, tandis que la forme *Fusarium* propre au milieu riche, végète sur la partie postérieure du corps, l'abdomen, la région la plus riche en sucre.

Les quelques remarques et observations qui précèdent suffisent déjà pour nous faire sentir la part prise par le sucre tégumentaire des Arthropodes et particulièrement des Insectes dans l'alimentation des Entomophytes. Des expériences précises pourront nous fixer sur la véritable portée du rôle rempli par cette substance. J'ai voulu simplement, par ces quelques pages, signaler à l'attention des Botanistes des faits de nature à éclairer la biologie d'un groupe intéressant parmi les Champignons.

---

(1) A. Giard : *Nouvelles etudes sur le* Lachnidium Acridiorum *Gd. Champignon parasite du Criquet algérien.* Rev. gén. de Botanique, T. IV, 1892.

ÉTUDES
SUR LES
MYCORHIZES ENDOTROPHES

par I. GALLAUD *(Suite).*

(Planches I à IV).

CHAPITRE III

ÉTUDE DE L'ENDOPHYTE DANS SES RAPPORTS AVEC LA PLANTE

§ 1. — Influence de la racine sur la forme et la distribution de l'endophyte.

Nous venons d'étudier en détail les principaux organes des endophytes. Nous en avons établi la structure et les fonctions. Il nous reste encore à voir quelques caractères secondaires qui sont indépendants de la nature même de l'endophyte et tiennent surtout à la structure particulière de certaines racines. Ils n'ont par conséquent pas de portée au point de vue d'une classification raisonnée des endophytes. Il y a cependant lieu de les examiner à part à cause de l'importance qu'on leur a parfois attribuée et des conceptions théoriques auxquels ils ont servi de base.

Le *mode de pénétration des endophytes* rentre dans cette catégorie de caractères. Nous avons vu que cette pénétration peut se faire suivant bien des façons qui dépendent de la nature même des assises les plus externes de la racine. La première assise que rencontre le filament envahisseur est l'assise pilifère. Elle est généralement fortement cutinisée à l'extérieur, et de ce fait, offre une grande résistance. Aussi le mycélium ne la traverse pas d'ordinaire du premier coup. Il rampe à sa surface, quelquefois pendant longtemps. S'il arrive que les cellules superficielles soient peu adhérentes (*Arum Arisarum*, Anémone, Paris) il s'insinue entre elles en s'applatissant, mais ce cas est assez rare et le plus souvent c'est en pénétrant à l'intérieur des cellules qu'il franchit la première assise : en certains endroits, il s'accole plus étroitement à la surface en se gonflant beaucoup et sous cette sorte de crampon il se fait une perforation souvent très fine par où s'insinue le filament. Il est très remarquable que jamais le champignon ne pénètre par un poil radical dans les racines qui en ont. C'est toujours la base de la cellule qu'il perfore (1).

Le renflement qui se produit toujours au moment où un filament va passer au travers d'une membrane résistante a une certaine importance. Il permet de déterminer dans quel sens s'est faite la propagation du champignon. A ce point de vue l'orientation des dernières ramifications permet aussi de se renseigner, mais la présence des renflements est un indice très sûr. Grâce à lui, j'ai pu m'assurer que aucun des filaments que j'ai rencontrés à la surface des racines examinées ne provenait de l'intérieur. *La croissance des filaments se fait donc toujours en direction centripète.* Je ne puis donc partager l'opinion exprimée récemment par Marcuse (02) que beaucoup de filaments sortent des racines pour se répandre au dehors.

Quand la première membrane a été franchie, le filament traverse généralement la cellule pilifère en ligne droite. Si la racine n'a pas d'assise subéreuse à cellules nettement différenciées (*Arum*, Colchique, Anémone, Ficaire) il continue son chemin en perforant l'une de ces cellules et il atteint très vite les couches molles du parenchyme cortical. Si la racine a une assise subéreuse bien définie comme c'est le cas le plus ordinaire, le mycélium est arrêté et ne pénètre jamais dans les cellules épaissies et subérifiées qui constituent cette assise. Il s'allonge alors dans les cellules de l'assise pilifère, s'y ramifie, et y donne parfois un pseudo-parenchyme. Il traverse quelquefois ainsi un très grand nombre de cellules, jusqu'à ce qu'il trouve un point moins résistant dans l'assise subéreuse (Pl. I, fig. 9). Ce point faible est souvent constitué par certaines cellules spéciales que Janse a appelées les *cellules de passage* et que les champignons traversent à l'exclusion de toutes les autres. Oudemans (61) et Leitgeb (65) les ont fait connaître depuis longtemps dans les Orchidées et Juel (84) dans d'autres plantes. Elles sont en effet très fréquentes dans la plupart des Monocotylédones infestées que j'ai étudiées : je ne puis citer comme exception que le Colchique parmi les nombreuses Liliacées que j'ai examinées, et le *Tamus*. Parmi les Dicotylédones, j'ai constaté leur présence dans *Ranunculus*, *Teucrium Scorodonia*, *Glechoma hederacea*, *Stachys Betonica*, *Vincetoxicum officinale*, *Parnassia palustris*. Par contre, je n'ai pu en voir dans *Viola*, *Orobus tuberosus*, *Sanicula europœa*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Fragaria vesca*, *Pulmonaria officinalis*, *Bellis perennis*, *Anemone nemorosa*, *Ficaria ranunculoïdes*.

---

(1) Il faut faire exception bien entendu pour les plantes qui n'ont pas d'autres organes de fixation que des poils comme les Hépatiques, les prothalles de Lycopodiacées. Même dans ces cas, il arrive, comme nous l'avons vu pour le *Fegatella* que le champignon pénètre directement de la terre dans les cellules du corps de la plante sans emprunter le chemin des poils rhizoïdes.

Janse a décrit avec soin les formes diverses et les dispositions que prennent les cellules de passage. J'ai aussi, à propos du *Ruscus*, donné des indications sur elles. La plupart de celles que j'ai rencontrées dans les autres plantes sont de même nature. Il est donc inutile d'y revenir. Je retiendrai seulement le fait que toujours les cellules de passage sont à parois minces, renferment un protoplasma abondant et un gros noyau, tandis que les cellules subéreuses voisines sont mortes et ont des parois sinon épaissies, du moins toujours imprégnées de subérine.

Pour expliquer le choix apparent que les champignons semblent faire entre ces deux catégories de cellules, Janse invoque les propriétés chimiotropiques pour les champignons de certaines substances dont il suppose l'existence dans les cellules de passage. Il est possible que ces dernières, bien vivantes, exercent par leurs sécrétions externes une certaine action attractive sur les endophytes, action analogue à celle qui fait pénétrer dans les cellules bien vivantes de la racine les arbuscules des endophytes intercellulaires : mais il me paraît que c'est la résistance moins grande des cellules de passage qui joue ici le principal rôle.

Il est à remarquer en premier lieu, ainsi que le signale Janse lui-même pour les racines de *Rauwolfia*, que d'autres champignons que les endophytes vrais se conduisent de même, vis-à-vis des cellules de passage. Pour ma part, j'ai pu constater expérimentalement le fait en opérant sur des racines d'Orchidées ayant un voile bien développé. Des portions de racines, placées dans un milieu humide, s'infestent rapidement de champignons saprophytes dont les spores sont déposées à leur surface. Sur des racines de *Cypripedium barbatum* des spores d'un *Fusarium*, vivant d'ordinaire sur la surface des pieds de *Neottia*, ont donné un mycélium superficiel qui a bientôt envahi tout le voile ; il s'est accumulé contre l'assise subéreuse épaissie, remplissant les cellules qui la précèdent mais sans jamais la traverser, sinon par les cellules de passage où au contraire les filaments sont très nombreux. De là, ces derniers se répandent dans l'écorce proprement dite. La grosseur des racines, qui se dessèchent peu en milieu humide, et la rapidité de l'infection laissent supposer avec grande vraisemblance que, dans cette expérience, les cellules de passage sont encore vivantes au moment où le mycélium les atteint. Mais, sur des racines de la même espèce tuées préalablement par ébullition dans l'eau, l'infection se fait de la même façon, ce qui semble bien indiquer que seule la résistance des membranes épaissies ou durcies intervient pour obliger les filaments à emprunter la voie des cellules de passage.

La traversée de ces cellules qui pour les endophytes se fait toujours de l'extérieur vers l'intérieur semble pouvoir se produire tout aussi facilement en sens inverse comme le prouve l'expérience suivante : un tronçon de racine d'une Orchidée à voile a été infesté par la surface de la section au moyen de spores *Fusarium* d'un champignon vivant à la surface de racines d'*Orchis purpurea*. Le champignon s'est développé très rapidement et abondamment dans le parenchyme cortical très mou ; il est venu s'accumuler contre la face interne de l'assise subéreuse sans entrer dans aucune des cellules épaissies. Par contre, il a pénétré dans les cellules de passage où en section, les filaments serrés ont l'aspect d'un pseudoparenchyme. Puis il s'est répandu dans le voile comme le montre la fig. 37 de la Pl. III, en divergeant à partir de la cellule de passage.

Tout semble donc concorder à établir que *les cellules de passage agissent sur le champignon par voie physique,* à cause de la faible résistance qu'elles présentent à sa pénétration. La nature du mycélium n'est donc pour rien dans son mode de pénétration et on ne saurait faire intervenir ce caractère dans la distinction des différentes catégories d'endophytes.

C'est à des actions du même genre qu'il faut attribuer le fait que les endophytes ne pénètrent pas dans les poils radicaux qui sont d'ordinaire fortement cutinisés, alors que les cellules mêmes qui les portent le sont beaucoup moins. Dans l'intérieur des racines c'est aussi pour des raisons analogues que jamais l'endophyte ne franchit l'endoderme ; souvent même il ne peut l'atteindre, quand les cellules qui le précèdent sont épaissies et durcies comme cela arrive pour le *Paris* et le *Colchicum*. Janse a déjà montré par de nombreux exemples que le champignon évitait toujours les cellules à membranes épaissies (collenchyme, sclérenchyme, tissus subérifiés).

De même il signale à maintes reprises, et de nombreux auteurs l'ont aussi observé, que le *champignon ne pénètre jamais dans certaines catégories de cellules.*

En premier lieu, il convient de citer les cellules à chlorophylle. Il est impossible en l'état de nos connaissances sur la chimie des cellules vivantes et sur la nature des produits qui s'y élaborent de donner les raisons précises de cette aversion apparente des champignons. En tous cas, elle explique que l'endophyte se localise toujours dans les racines ou s'installe seulement dans quelques tiges de plantes privilégiées comme les rhizomes du *Neottia*, du *Psilotum* ou encore dans certaines régions des Hépatiques et des prothalles de Lycopodes qui sont dépourvues de chlorophylle. Il importe de signaler cette différence avec les champignons qualifiés ordinairement de parasites, qui causent de graves maladies aux plantes et qu'on rencontre le plus souvent sur les organes verts.

Les cellules sécrétrices, de quelque nature qu'elle soient (canaux sécréteurs, cellules à essences, à tannin, à raphides, à cristaux en oursins), jouissent de la même immunité que les cellules chlorophylliennes, vis-à-vis de l'infection. Je n'ai jamais trouvé d'endophyte à leur intérieur sauf dans une racine infestée de *Viola odorata* où le filament venait s'accoler contre les cristaux d'oxalate en oursins comme le représente la fig. 6 de la page 53. Ce dernier cas est évidemment isolé et on peut certainement conclure que les *cellules sécrétrices et les cellules à chlorophylle agissent sur l'endophyte pour le repousser.* De la sorte elles influent sur sa distribution dans la racine, mais toujours d'une façon locale et accidentelle.

Je n'insisterai pas davantage sur ces questions, me contentant de remarquer qu'il importe, si on veut établir une classification vraiment stable des endophytes, de bien distinguer entre ces caractères d'adaptation purement locale et qui dépendent de la plante infestée et les caractères plus généraux, qui tiennent à la nature même du champignon.

Au nombre de ces derniers caractères je compterai la propriété pour le mycélium d'être inter ou intracellulaire. Janse ne paraît pas lui attacher une grande importance et n'établit de ce fait aucune distinction entre les endophytes. Il me semble au contraire qu'elle n'est pas négligeable et qu'elle ne résulte pas simplement de la présence ou de l'absence des méats et des lacunes dans les racines, mais tient à la nature physiologique du champignon. Elle permet de mettre à part de tous les autres endophytes ceux du type *Arum*. Il est donc nécessaire pour assurer la valeur de cette répartition de justifier l'opinion précédente.

Il est clair que dans une racine sans lacunes et sans méats les endophytes ne peuvent être qu'intracellulaires. C'est le cas des Hépatiques et de quelques mycorhizes du type *Paris*. Pour ceux-là, ce caractère n'a évidemment aucune valeur taxonomique et ce n'est que l'ensemble de leurs autres propriétés qui les fait ranger dans une catégorie déterminée. Pour les mycorhizes qui ont des méats, on pourrait croire que c'est la résistance plus ou moins grande des membranes cellulaires qui oblige les endophytes à y pénétrer ou à rester constamment dans les cellules. Il me semble qu'il n'en est pas ainsi.

En premier lieu dans les endophytes du type *Arum*, les seuls d'ailleurs qui aient une vie extracellulaire, les filaments viennent toujours se terminer dans une cellule et les arbuscules terminaux ainsi formés se rencontrent dans toute l'épaisseur de l'écorce infestée. Il faut en conclure que nulle part les membranes n'offrent une bien grande résistance au passage des champignons et, de fait, ceux-ci les traversent quelquefois alors même qu'ils ne doivent pas donner des arbuscules de suite. Si donc les endophytes du type *Arum* restent la plus grande partie de leur vie dans les méats, c'est à cause de leurs propriétés physiologiques propres et non à cause des propriétés des membranes des racines qu'ils habitent

De même la vie uniquement intracellulaire des endophytes du type *Paris* et du type Orchidée, malgré la présence des méats dans la plupart des plantes de ces séries, est tout aussi caractéristique. Aucune résistance de la part des membranes ne s'oppose à ce que le champignon pénètre dans les méats où il aurait un cheminement facile. Puisqu'il traverse sans peine la double paroi qui sépare deux cellules en contact, il traverserait encore plus facilement la simple paroi qui l'isole des méats voisins. S'il ne le fait dans aucun cas, c'est aussi que l'ensemble des propriétés physiologiques qui lui sont propres l'obligent à rester à l'intérieur des cellules.

On peut donc être assuré, au point de vue de la classification des endophytes, de la valeur du caractère qui repose sur le fait de leur vie intra ou extracellulaire. Si la résistance des membranes de la plante provoque des modifications d'ordre secondaire comme celles qui tiennent au mode de pénétration ou à la limitation de l'extension en profondeur de l'endophyte, elle n'a pas d'influence sur sa répartition à l'intérieur ou à l'extérieur des cellules. Il est donc légitime de fonder sur ce caractère une classification des endophytes.

La concordance avec celui-là des autres caractères différentiels invoqués tels que la présence d'arbuscules simples ou composés, la répartition diffuse ou localisée de ces arbuscules vient d'ailleurs confirmer sa grande valeur spécifique.

La propriété de former des pelotons serrés, réguliers, limitée aux endophytes du type Orchidée, est aussi à mes yeux bien caractéristique de ce groupe et l'isole de tous les autres. On la rencontre dans des plantes très variées comme les Orchidées, le *Psilotum* et le *Tamus*. C'est donc que la nature de la plante n'intervient en rien dans la présence de ce caractère. On peut alors le compter comme un caractère propre au champignon et de ce fait les endophytes du type Orchidée se mettent aussi nettement à part parmi ceux qui sont toujours intracellulaires.

Il ne reste donc plus que les séries du *Paris* et des Hépatiques, pour lesquelles on ne puisse invoquer de caractère distinctif nettement spécial au champignon. Il n'est pas certain que les différences signalées entre ces deux groupes ne soient pas, elles aussi, spécifiques des endophytes correspondants. Mais, en l'absence de toute preuve dans ce sens, on ne peut rien affirmer.

§ 2. — MODIFICATIONS MACROSCOPIQUES DE LA RACINE ATTRIBUABLES AU CHAMPIGNON.

Dans la plupart des mycorhizes endotrophes la présence du champignon ne se manifeste à l'extérieur par aucune apparence sensible et il faut faire une coupe pour s'assurer de la réalité de l'infection. Dans certains cas cependant les racines subissent des modifications locales visibles à l'œil qu'on peut rapporter à l'influence de l'endophyte. J'en ai déjà décrit quelques-unes à propos de l'*Arum maculatum*. On les rencontre chez beaucoup de Liliacées.

Une autre forme de racines, spéciale aux mycorhizes, est la forme qu'on a appelée « coralloïde. » On la rencontre dans les racines constamment et largement infestées ; elle est caractérisée par une ramification abondante des racines en dichotomie plus ou moins régulière et produites à de courts intervalles. Les branches de ces dichotomies toujours très courtes sont renflées et charnues, ce qui leur donne l'aspect trapu. Parmi les racines que j'ai examinées aucune d'elles ne présente très nettement tous ces caractères à la fois. Ce sont celles des Orchidées qui s'en rapprochent le plus. Les racines sont nombreuses et charnues et souvent assez courtes dans le *Neottia* et le *Limodorum*. Mais les ramifications y sont rares ou absentes. Mac Dougal (99), qui a fait connaître cette modification dans le cas très typique des *Aplectrum* et des *Pleospora*, la rattache à la présence des endophytes. C'est une simple présomption car il est difficile d'en donner une preuve indiscutable, tant qu'on ne pourra pas faire d'expériences comparatives sur des racines de ces plantes avec ou sans endophytes.

Janse (97) signale une particularité intéressante dans le mode de ramification de certaines racines infestées. Elle se présente dans ce qu'il a appelé les « racines à croissance intermittente » ou « racines sympodiales ». Ce sont des radicelles dont la croissance s'arrête de très-bonne heure et qui prennent ainsi l'aspect de mamelons latéraux ainsi que l'a montré Van Tieghem (70). Il s'en produit parfois plusieurs à la suite les uns des autres. Janse en signale dans les Conifères à mycorhizes endotrophes, dans le *Casuarina*, l'*Acer*, le

Liquidambar, le *Celtis*. Je les ai retrouvés dans divers *Podocarpus*, l'*Araucaria excelsa*. J'ai montré également que ce caractère de racines sympodiales se retrouve, quoique moins accentué, dans le *Ruscus* et dans le *Sequoia*.

Faut-il y voir une action attribuable à l'endophyte, dont la pénétration arrêterait le développement de la racine? Cela semble peu probable. Janse a vu quelques mamelons dépourvus d'infection; Th. Waage (91) avait déjà signalé de semblables formations dans un grand nombre de Sapindacées infestées, mais il a pu aussi en obtenir sur des Marronniers cultivés sur des milieux variés, et dont les racines n'étaient pas infestées ou l'étaient très peu. Sarauw (04) a trouvé ces mêmes mamelons sur *Ulmus montana, Acer pseudoplatanus, Buxus sempervirens, Cratægus oxyacantha, Mespilus germanica*, qui n'ont pas toujours des mycorhizes endotrophes. Pour ma part, j'ai pu vérifier que plusieurs des *Podocarpus* du Muséum cultivés en pots avaient donné dans l'intervalle compris entre la terre et le pot de nombreuses racines à mamelons et que tous ces mamelons étaient dépourvus d'endophytes. La question a donc besoin d'une démonstration précise qui ne pourra se faire par la méthode comparative que le jour où l'on saura infester à volonté des *Podocarpus* et les élever sans champignons.

On a beaucoup insisté sur *l'absence fréquente des poils absorbants à la surface des racines infestées*. Frank, le premier, a signalé le fait pour les radicelles des arbres de nos forêts et a émis l'idée que leur rôle physiologique d'absorption était rempli par le manchon mycélien qui se substitue à eux. Il a ensuite étendu la même théorie aux mycorhizes endotrophes. Depuis une sorte de réaction contre ces idées s'est produite. Les travaux de Von Tubœuf (96) montrent que, même dans les mycorhizes ectotrophes, les poils absorbants sont nombreux et fonctionnels. Mais c'est surtout pour les mycorhizes endotrophes qu'on a vu que l'hypothèse de Frank ne répondait pas aux faits. Janse constate que l'absence de poils absorbants n'a rien d'absolu et conclut qu'elle n'a pas de rapports avec l'infection. Magnus et N. Bernard sont d'avis que le manque de poils radicaux dans le *Neottia* ne saurait être compensé par le rôle absorbant des filaments pénétrants qui sont fort rares.

Pour ma part, je n'ai jamais pu constater de relation entre l'absence de poils radicaux et l'infection; à la vérité, ils manquent ou sont rares dans beaucoup de plantes infestées (Liliacées, Orchidées, Ophioglosse, *Sequoia*) mais dans une même plante ayant à la fois des mycorhizes et des racines ordinaires sans champignons, il est impossible d'établir entre les deux catégories une différence au point de vue des poils absorbants. Il semble donc qu'il faut rejeter l'hypothèse d'une relation de cause à effet entre l'absence de poils absorbants et la présence de l'infection.

En somme *les modifications que le champignon apporte dans la morphologie externe des racines sont en général ou nulles ou peu accentuées*. Nous allons voir que pour la structure interne elles sont plus marquées, sans toutefois prendre un rôle prépondérant sur la structure des racines.

§ 3. — MODIFICATIONS INTERNES
APPORTÉES PAR LE CHAMPIGNON DANS LES CELLULES

La présence dans une cellule vivante d'un organisme qui lui est normalement étranger n'est pas sans introduire quelques modifications dans sa morphologie et sa physiologie. Nous avons déjà vu que la pénétration des arbuscules dans les cellules y provoquait la formation des zymases digestives qui tuaient ces suçoirs et les transformaient par digestion en sporangioles. En même temps, la cellule sécrétait des substances cellulosiques qui imprégnaient ces derniers. Cette activité physiologique est accompagnée de transformations morphologiques assez importantes sinon très apparentes. C'est surtout sur le noyau cellulaire qu'elles se traduisent et elles ont été signalées depuis longtemps par tous les auteurs qui ont fait des études de cytologie sur les mycorhizes. Wahrlich (86), Schlicht (89), Janse (97) mais surtout W. Magnus (00) et Shibata (02) ont montré que le noyau subissait des modifications importantes du fait du champignon. Plus particulièrement, W. Magnus dans les Verdauungszellen du *Neottia* et Shibata sur le *Podocarpus* et le *Psilotum* ont constaté la coïncidence de ces altérations avec la période d'activité digestive de la cellule et ont vu que le noyau reprenait sa forme normale lorsqu'il ne restait plus dans la cellule qu'un produit inerte.

On peut retrouver des modifications analogues (gonflement, formes amiboïdes, hyperchromatie, division directe des noyaux) dans les cellules où se trouvent les arbuscules et les sporangioles ; elles confirment l'hypothèse de la corrélation que j'ai établie entre les cellules à arbuscules des mycorhizes ordinaires et les Verdauungszellen des Orchidées. Tous ces phénomènes ont été très bien décrits par Magnus et Shibata. Je n'y reviendrai pas ici.

Par contre les cellules où le champignon ne forme que des anses enroulées en spirale ou des vésicules ne me paraissent pas subir de changements importants. Les noyaux sont simplement de taille plus grande qu'à l'ordinaire et quand ils sont déformés, ce qui est assez fréquent, il semble bien que c'est à cause de la compression des hyphes agissant simplement d'une façon mécanique. Il arrive même que le noyau rencontré par un filament est traversé de part en part comme le représentent les figures 18 et 19 de la Pl. II.

Je n'ai pas remarqué de modifications spéciales dans le protoplasme des cellules envahies, qu'il s'agisse de cellules à arbuscules et à sporangioles ou bien de cellules où il n'y a que des pelotons d'hyphes. Comme l'a déjà fait observer W. Magnus, le protoplasme est toujours intimement pénétré par le champignon et en contact étroit avec lui. En particulier, il en est toujours ainsi pour les arbuscules qui sont plongés dans la masse à demi fluide du protoplasme qui occupe tous les intervalles entre les branches. Dans quelques cas cependant, le contact n'est pas aussi intime. J'ai déjà montré que dans le *Ruscus*, le *Paris*, le *Parnassia*, le *Sequoia*, on apercevait souvent entre la membrane mycélienne et le protoplasme cellulaire une gaine hyaline, ne prenant pas les colorants et atteignant parfois une grande épaisseur (Pl. III fig. 32). Cette gaine suit le filament sur toute sa longueur dans la cellule, se prolonge sur les rameaux ou les vésicules qu'il forme, mais s'arrête au point où le mycélium traverse une paroi ; on la voit alors se continuer sur la surface interne de la cellule-hôte. Il semble bien dans ce cas que le filament n'ait pu rompre la couche mince et élastique de l'ectoplasme qui enveloppe tout le contenu de la cellule, et qu'il l'ait entraînée avec lui comme le fait le doigt qu'on appuie sur une lame de caoutchouc très extensible. Cette gaine hyaline ne se forme que dans les assises les plus externes de la racine, sur les portions d'hyphes les plus voisines du point de pénétration. Dans les assises plus profondes le champignon pénètre dans l'intérieur même du protoplasme et se mélange à lui comme je l'ai dit plus haut. Malgré ce contact intime, il est certain qu'il le modifie peu et n'agit pas sur lui, comme le prouve l'absence de transformations visibles dans le protoplasme infesté, et surtout le fait que la cellule reprend sa vie normale quand le champignon a été digéré.

Si l'endophyte agit peu sur les éléments véritablement vivants de la cellule (protoplasme et noyaux), il a une action beaucoup plus marquée sur les substances nutritives inertes qu'elle contient en particulier sur l'amidon. Tous les auteurs ont signalé la *disparition de l'amidon dans les cellules infestées.* Leurs descriptions précises et concordantes me dispenseront d'entrer dans les détails de ce phénomène bien connu. J'insisterai seulement sur deux points qu'on n'a pas mis suffisamment en relief.

C'est d'abord le fait que l'amidon apparaît de nouveau dans les cellules et souvent sous une nouvelle forme (W. Magnus), après la formation des sporangioles ou des corps de dégénérescence, c'est-à-dire au moment où la reconstitution des noyaux sous leur forme ordinaire prouve que la cellule a repris sa vie normale après avoir tué et digéré le champignon. Il en résulte que c'était bien l'action du champignon qui avait provoqué la disparition momentanée de l'amidon.

En second lieu, on constate que la résorption de l'amidon précède souvent l'arrivée du champignon. On s'explique ainsi qu'on ne trouve que rarement des grains d'amidon dans les cellules infestées. Ce cas se présente cependant quelquefois (Orchidées, Ophioglosse, *Psilotum*). Il semble donc que le champignon agit sur l'amidon à distance et on pourrait penser à une émission de diastase de sa part. Il est plus naturel, et aussi plus conforme aux faits, d'imaginer que ce sont les cellules infestées elles-mêmes, qui, privées de l'amidon que le champignon leur dérobe, en empruntent aux cellules voisines non encore envahies. Ainsi se forme autour de la région infestée toute une zone où l'amidon a disparu mais où existent par contre les sucres provenant de la digestion de ce dernier par les cellules de la plante elle-même.

S'il est évident que le champignon absorbe l'amidon des racines on n'a aucune preuve palpable qu'il puisse de même leur emprunter d'autres hydrates de carbone solubles tels que les sucres l'inuline, etc., qui y abondent. Il en est de même pour les matières albuminoïdes. Cependant la position des arbuscules, localisés souvent autour de l'endoderme, en tous cas toujours aussi près que possible du cylindre central, montre bien que les endophytes doivent puiser dans la sève les éléments qui leur sont utiles. La nécessité de cet emprunt ressort d'ailleurs du fait qu'ils ne peuvent rien ou presque rien puiser au dehors.

En résumé nous avons pu voir par l'exposé de ce chapitre que l'influence de la plante sur le champignon, en dehors de la digestion des arbuscules par les cellules, se réduit à peu de chose. D'autre part le champignon agit également peu sur les racines. *Il ne détruit pas les cellules où il pénètre* car il ne s'attaque réellement ni aux noyaux ni au protoplasme et se *contente d'absorber les substances nutritives non vivantes qu'elles contiennent.*

(A suivre.)

REVUE DES TRAVAUX
DE TÉRATOLOGIE VÉGÉTALE
PARUS DE 1895 à 1899 *(Suite)*.

IX. — TÉRATOLOGIE DE L'INFLORESCENCE.

Modifications de forme. — M. Géneau de Lamarlière (1) a observé un exemplaire de *Peucedanum Oreoselinum* à aspect singulier : la tige, complètement dépourvue de feuilles et composée d'un seul entre-nœud, portait une grande ombelle à vingt-cinq rayons primaires. L'involucre de cette ombelle était formé de feuilles, semblables aux feuilles normales, munies chacune d'un pétiole de dix centimètres et de trois folioles, mais dépourvues de gaines. Les rayons primaires étaient tous anormaux et de tailles très variables ; ils pouvaient se ranger en trois catégories : 1° les plus courts mesuraient dix centimètres de longueur et étaient terminés par une ombellule composée de rayons normaux c'est-à-dire portant une fleur, et de rayons anormaux terminés par une nouvelle ombellule ; les involucelles de ces ombellules comprenaient encore de nombreuses folioles dont la forme rappelait celle des feuilles ordinaires ; 2° les rayons primaires les plus longs atteignaient de 15 à 30 centimètres et quelques-uns présentaient à peu près la même anomalie que les rayons courts ; 3° enfin, quelques rayons offraient une anomalie très accusée consistant en une transformation de rayons secondaires en véritables tiges, à plusieurs entre-nœuds, munies de feuilles normales. Ces rayons-tiges étaient terminés généralement par une ombelle composée pouvant elle-même posséder quelques-uns de ses rayons transformés en rameaux feuillés terminés par une ombelle simple (ombelle au cinquième degré de ramification).

L'Auteur ne pense pas que cette déformation puisse être rapportée à la présence du *Puccinia Oreoselini*, quoique ce parasite soit souvent développé sur la plante et y cause des renflements ou des torsions.

---

(1) L. Géneau de Lamarlière : *Sur quelques cas anormaux observés chez le Pois, la Fève et le* « Peucedanum Oreoselinum » (Paris, C.-R. ass. franç. avanc. sci., 1895, 2ᵉ partie, p. 595-598).

Parmi les plantes cultivées, le Chou est l'une de celles qui présentent le plus de formes anormales. M. **Russell** (1) nous fait connaître une singulière déformation qui consiste dans le développement d'une inflorescence à l'intérieur d'une pomme de Chou : l'inflorescence était réduite à un axe court et massif entouré par cinq grosses ramifications. Toutes les ramifications de l'axe principal portaient un grand nombre de fleurs séparées par de courts entre-nœuds. Les pédoncules de ces fleurs étaient fort longs et ne possédaient que très peu d'élément ligneux. Les fleurs elles-mêmes avaient des sépales soudés, scarieux, minces, à parenchymes et à nervures très réduits ; leurs pétales étaient chiffonnés et petits, les étamines presque entièrement dépourvues de filet ; seul, le pistil offrait peu de différence avec celui d'une fleur saine et il renfermait des ovules bien constitués.

Concrescences d'axes floraux. — Les cas de concrescence des tiges chez les Tulipes cultivées sont fréquents. M. **Lutz** (2) en a cependant observé un bien spécial où le phénomène s'étendait aux feuilles : celles-ci se trouvaient alors soudées entre-elles deux par deux ou même par trois. Dans la déformation étudiée par M. Lutz, trois tiges florifères émergent d'un groupe de cinq caïeux et forment par leur réunion une tige plate, striée en long, qui se termine par trois axes portant chacun une fleur. Entre le sol et le point où le premier axe se sépare des deux autres, il existe sur chaque face de la tige fasciée un groupe de trois feuilles soudées entre elles constituant une lame foliaire très étalée, tridentée ; la même concrescence se reproduit, au-dessus du point de séparation du premier axe, pour les feuilles correspondant aux deux autres axes.

La concrescence des axes floraux chez le Plantain est commune et souvent accompagnée de phyllomanie dans les bractées ; il en résulte la formation d'une rosette de feuilles connue sous le nom de *Rosenwegerich*. Parfois, comme l'a constaté M. **Beyer** (3), de la rosette se développent de petites tiges, un peu plus courtes que les feuilles, et couvertes de nombreuses bractées.

Sur les hampes florales du *Bellis perennis*, M. Beyer a encore observé l'apparition d'un grand nombre de petits capitules placés latéralement à l'aisselle des bractées ; la cause d'une telle anomalie doit être rapportée à une nutrition excessive. — Le même Auteur a enfin signalé un phénomène identique sur un *Lagenophora Billardieri* qui présentait de petites têtes longuement pédonculées à l'aisselle des bractées et une hampe florale fasciée.

---

(1) W. Russell : *Note sur une inflorescence anormale* (Paris, Bul. soc. bot., t. 42, 1895, p. 51-53).

(2) L. Lutz : *Sur une Tulipe monstrueuse* (Paris, Bul. soc. bot., t. 43, 1896, p. 279-280).

(3) R. Beyer : *Ueber ein neues spontanes Vorkommen des Rosenwegerichs* (Berlin, Verh. bot. Ver., t. 39, 1897, p. 104-106). — *Ueber das Auftreten secundärer Köpfchen bei* Bellis perennis (Id, p. 44-46). — *Nachschrift* (Id, p. 107).

M. Keller (1), rapporte un cas de concrescence de la hampe florale chez le *Galanthus nivalis*.

M. Cornaz (2) signale la réunion de deux capitules de *Leucanthemum montanum* ; des deux côtés de la tige florale, un sillon profond montre bien qu'il s'agit d'une soudure. Le même Auteur décrit en outre deux fleurs de *Narcissus radiiflorus* réunies par leurs périgones ; les styles soudés se séparent dans leur partie supérieure.

Fasciation et synanthie. — M. Viviand-Morel (3) a signalé une inflorescence fasciée d'un hybride de *Saxifraga longifolia* fécondé par *S. Aizoon*. M. Penzig (4) a décrit et figuré un très beau cas de fasciation du *Brassica oleracea* var. *Botrytis* consistant en une crête ondulée, d'environ vingt-deux centimètres de large, formée par l'axe principal de l'inflorescence anormalement développé et garni de rameaux courts, renflés, charnus, dépourvus de fleurs.

M. Briquet (5), dans un intéressant article, donne la description d'une tige de *Ranunculus bulbosus*, fasciée en un large ruban et surmontée par une fleur anormale. Celle-ci possède un axe étiré dans le sens du plan de la fasciation et son grand diamètre atteint trois centimètres. En s'étirant, la fleur s'est divisée en trois massifs, l'un central circulaire, les deux autres latéraux et très étalés (fig. 7). Les sépales disposés sans ordre chevauchent les uns sur les autres dans les trois massifs ; les pétales existent seulement dans les massifs latéraux et sont insérés de façon irrégulière ; les étamines sont nombreuses et à filets raccourcis, les carpelles abondants disposés en spirale.

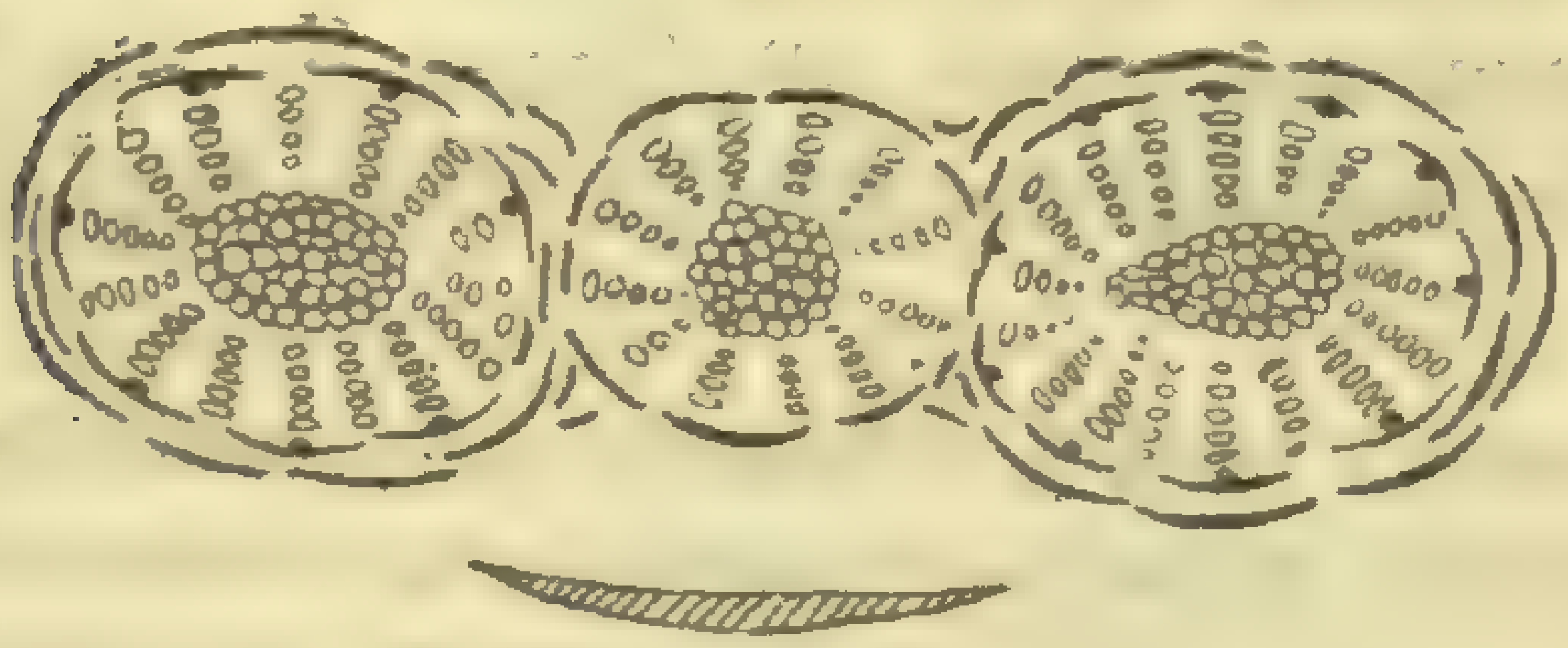


Fig. 7. — Diagramme d'une fleur anormale de *Ranunculus bulbosus* (d'ap. Briquet).

M. Briquet considère cette curieuse monstruosité comme due à la tripartition incomplète d'une fleur unique et non comme une soudure de fleurs rapprochées par suite de l'état anormal de la tige ; l'élargissement du diagramme de la fleur dans un plan transversal est la conséquence de la fasciation du pédoncule. D'autres raisons militent encore en faveur de cette opinion, comme la continuité de l'androcée dans les trois massifs monstrueux et l'absence de préfeuilles antérieures et postérieures pour les massifs latéraux.

---

(1) L. Keller : Wien, Verh. zool. bot. Ges., t. 47, 1897, p. 206.

(2) E. Cornaz : Arch. Sci. Phys., Genève, (4) t. 5, 1898, p. 480-481.

(3) J.-V. Viviand-Morel : Lyon, Ann. soc. bot., t. 22, 1897, C.-R., p. 13.

(4) O. Penzig : *Sopra una fasciazione singolare osservata nel cavolfiore* (Malpighia, Genova, t. 13, 1899, p. 518-521, pl. XVIII).

(5) J. Briquet : *Cas de fasciation compliquée d'une tripartition de la fleur chez le* Ranunculus bulbosus (Arch. Sci. Phys., Genève, (4) t. 1, 1896, p. 284-287, 1 fig.).

Une fleur monstrueuse de *Vanda suavis*, développée dans les serres du Parc de la Tête-d'Or, à Lyon, présentait : un périanthe composé de dix pièces disposées sur deux rangs et dont deux affectaient la forme de labelles ; deux étamines ; un stigmate surmonté d'un seul rostellum. L'ovaire, enserré à la base par deux petites bractées, montrait à l'extérieur cinq côtes sur chacune de ses faces et à l'intérieur deux loges munies chacune de trois placentas. Pour expliquer cette construction fort singulière, M. Gérard (1), passant en revue les hypothèses plausibles, rejette la métamorphose ascendante, le retour au type monocotylédone régulier, la multiplication des pièces par division (chorise). Il adopte la synanthie, ou soudure des fleurs avec fusion et même disparition totale de certaines parties, en s'appuyant : 1° sur la présence de deux bractées à la base de la fleur monstrueuse ; 2° sur la division de l'ovaire en deux loges distinctes contenant l'une et l'autre trois placentas normalement constitués ; 3° sur l'étude des coupes transversales pratiquées au travers de l'ovaire (fig. 8). De telles coupes montrent, en effet, l'une des côtes médianes *a* parcourue par une dizaine de faisceaux représentant l'appareil vasculaire de toutes les pièces qui devraient se rencontrer en ce point, ce qui milite en faveur d'une réunion ; la côte correspondante sur l'autre face *b* ne présente que trois faisceaux, ce qui permet de supposer qu'il y a ou bien fusion complète des parties primitivement en contact ou bien atrophie des pièces de l'une ou l'autre fleur correspondant à cette côte.

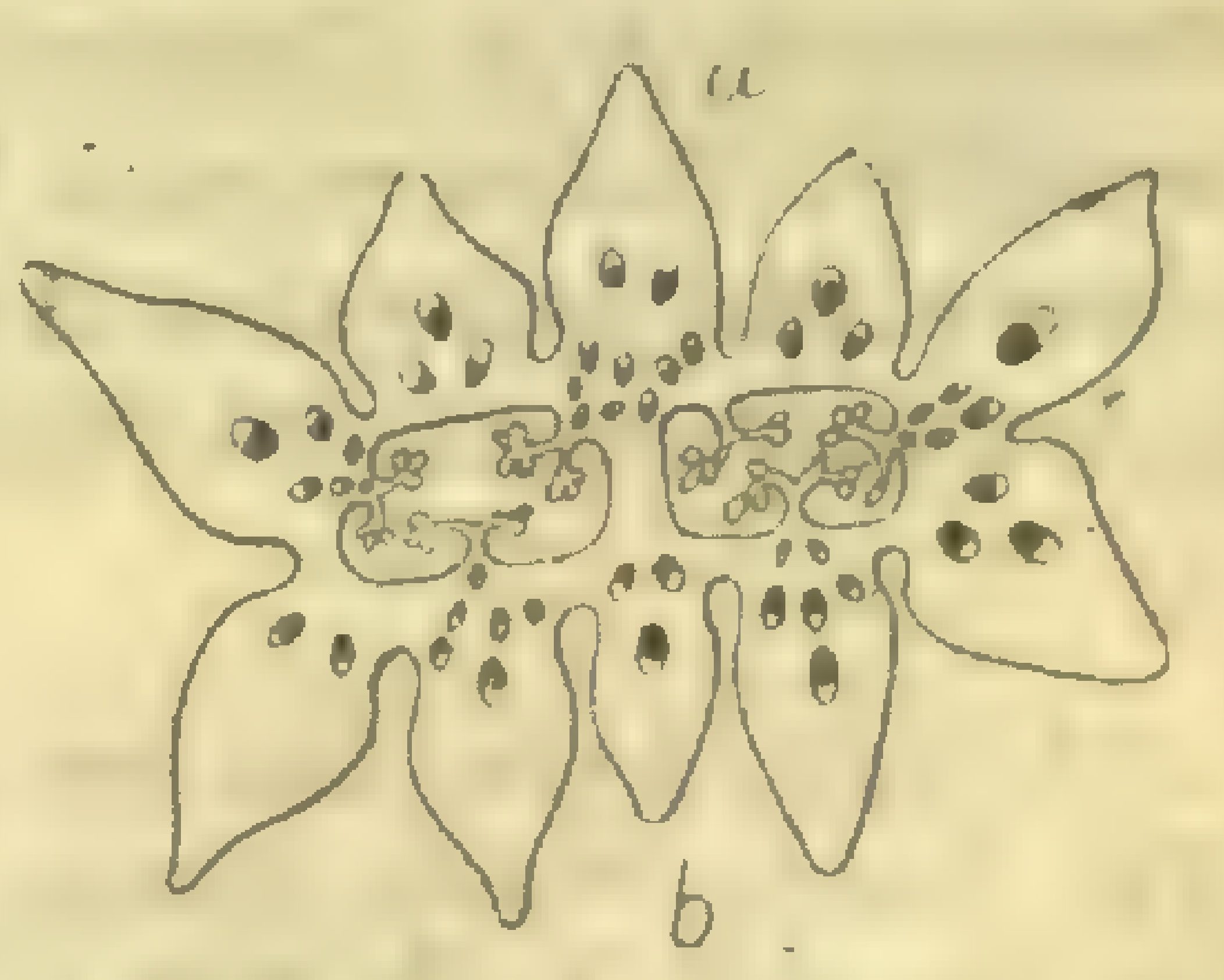


Fig. 8. — *Vanda suavis* : coupe transversale de l'ovaire d'une fleur monstrueuse (d'après Gérard).

La Digitale pourprée présente parfois, au sommet de son inflorescence, une agglomération de fleurs irrégulières entourée d'une large collerette de lames florales diversement colorées : les pièces teintées de vert sont constituées par des sépales soudés ou disposés en spirale ; les étamines sont souvent concrescentes et parfois pétaloïdes ; enfin, les carpelles, très modifiés, forment un ovaire multiloculaire ou une sorte de coupe à bords couverts de styles rudimentaires. Cette curieuse et belle anomalie peut être reproduite par semis dans la proportion de 50 pour cent ; elle est connue des horticulteurs sous le nom de *Digitalis gloxinifolia* (1).

---

(1) R. Gérard : *Note sur un cas de Tératologie observé chez le* Vanda suavis *Lindl.*

M. Gallardo (2) a observé la même déformation aux environs de Buenos-Ayres depuis 1896 ; il la considère comme un cas de synanthie compliqué de prolification.

Viviparisme.— La transformation des fleurs en bourgeons feuillés est un phénomène très fréquent sur *Poa bulbosa* ; il l'est un peu moins sur *Poa alpina* et *Agrostis vulgaris*. M. Chabert (3) a rencontré de nombreux cas de viviparisme dans les plantes alpines ; parmi les plantes xérophiles, il signale les cas nouveaux du *Luzula spadicea*, *Elyna spicata*, *Agrostis rupestris* etc., puis *Juncus triglinus*, *Alopecurus Gerardi*, parmi les espèces des pâturages et des bois. L'explication classique du viviparisme par un afflux exagéré de sucs nourriciers ne peut convenir chez les espèces xérophiles et surtout dans les années de sécheresse. Aussi M. Chabert émet-il l'hypothèse d'une intervention étrangère telle que celle d'insectes venant déposer leurs œufs dans l'ovaire ou dans le fond de la fleur, ou venant y puiser leur nourriture.

M. Souché (4) signale un cas de viviparisme sur le *Cynosurus cristatus*.

M. Copineau (5) complète les listes des Auteurs précédents ; il est d'accord avec M. Chabert pour rapporter certains cas de viviparisme à la piqûre d'insectes ou à la présence de parasites cryptogamiques ; en général une nourriture abondante ou bien une forte sécheresse peuvent provoquer ces modifications.

---

(1) Voir : Lyon, Ann. soc. bot., t. 23, 1898, C. R., p. 23-24, les observations de MM. Blanc, Viviand-Morel, Bretin et celles de MM. Guérin et Cornu : Paris, Bul. soc. bot., t. 44, 1897, p. 235 ; P. Jaccard : Lausanne, Bul. soc. sci. nat., (4) t. 32, 1896, p. 30-32, pl. I.

(2) A. Gallardo : *Algunos casos de Teratologia vegetal. Fasciación, proliferación y sinantia* (Buenos Ayres, Anales Museo Nac., t. 6, 1898. p. 37-45, pl. I-III). — P. Magnus, analysant ce travail (Bot. Centralbl., Cassel, t. 76, 1898, p. 59), fait remarquer qu'il a démontré en 1880 qu'il s'agit ici d'une formation présentant une augmentation du nombre des pièces des cycles, c'est-à-dire une formation métaschématique.

(3) A. Chabert : *Le Viviparisme* (Genève, Bul. Boissier, t. 4, 1896, p. 229-232). — *Au sujet de Viviparisme* (Feuille jeunes natural., Paris, t. 27, 1896, p. 16) — *Viviparisme des Graminées* (Lyon, Ann. soc. bot., t. 21, 1896, C.-R., p. 40). — Voir aussi : Viviand-Morel (Id, p. 40-41) et Boullu (Id., p. 44-45).

(4) B. Souché : Niort, Bul. soc. bot., 1895, p. 69.

(5) C. Copineau : *Le Viviparisme chez les Joncées et les Glumacées* (Feuille jeunes natural., Paris, t. 26, 1896, p. 225-227).

M. Boyer (1) a observé sur le froment et l'avoine une anomalie remarquable rappelant les cas de viviparisme : dans l'inflorescence modifiée, les glumelles et les glumellules sont extraordinairement allongées, les étamines stériles ; le pistil est développé en un tube vert atteignant jusqu'à 4 centimètres de longueur et 2 millimètres de diamètre ; il porte deux branches stigmatiques plumeuses. Parfois la métamorphose du pistil se complique de frondescence : le pistil se fend dans toute sa longueur et prend l'aspect d'une petite feuille munie, vers son milieu, d'une ligule (fig. 9-10) ; le placenta très allongé porte un ovule dressé atrophié. Cet étalement du pistil est provoqué par la ramification du sommet de l'axe floral.

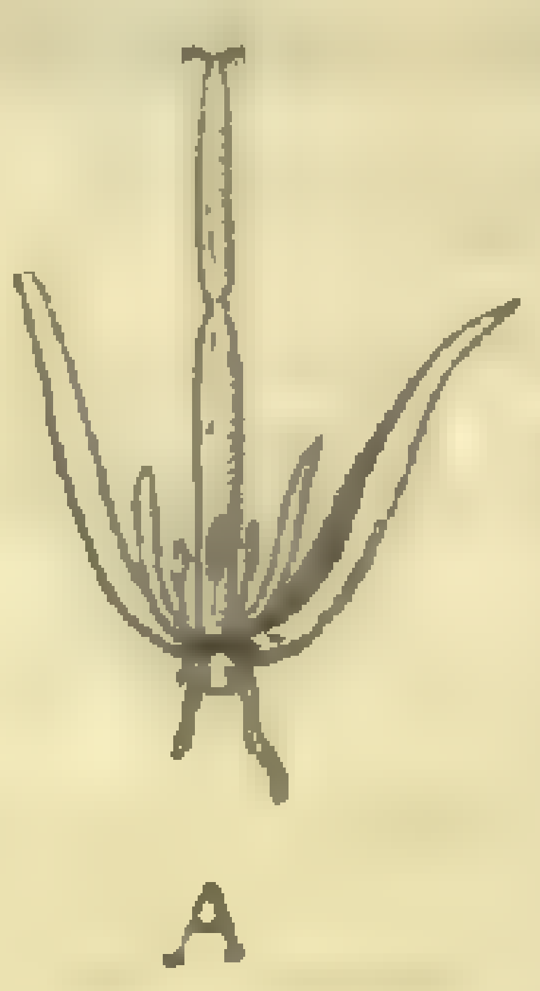


Fig. 9. (A). — Fleur anormale de Froment, avec racines adventives à la base.

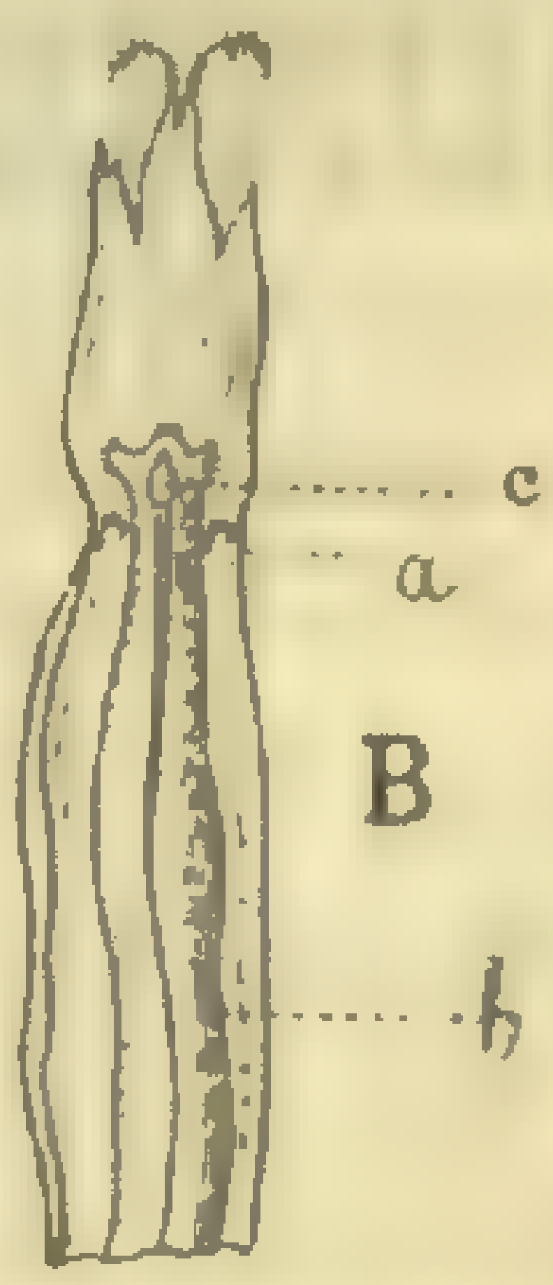


Fig. 10. (B). — Pistil ouvert suivant la ligne dorsale : *a*, ligule ; *b*, placenta ; *c*, ovule (d'ap. Boyer).

(*A suivre*). **C. Houard.**

(1) G. Boyer : *Anomalie observée à Montpellier sur quelques Graminées* Ann. éc. agricult., Montpellier, t. 9, 1896, 8 p., 9 fig.).

REVUE DES TRAVAUX D'ANATOMIE

PARUS DE 1897 A 1902 (*Suite*).

Apogamie et aposporie. — Il s'agit de la formation d'embryons, en dehors de tout phénomène de fécondation, par des cellules autres que les gamètes (apogamie) ou les spores (aposporie). Voir aussi : polyembryonie.

Van Tieghem (1), a montré combien est inexacte la description donnée par Hofmeister de l'ovaire de *Balanophora indica.* L'organe femelle est une simple protubérance épidermique de l'axe de l'inflorescence, protubérance qui s'allonge en un appendice jouant le rôle de style massif. Une cellule sous-épidermique située à la base de la protubérance devient soit la cellule-mère du sac embryonnaire, soit le sac embryonnaire lui-même. Dans ce sac apparaissent comme d'habitude 8 noyaux dont deux se fusionnent pour donner le noyau secondaire. Le sac embryonnaire en s'accroissant se courbe en U. Le tube pollinique se dirige indifféremment vers l'une ou l'autre branche et l'œuf est formé tantôt par l'oosphère, tantôt par une antipode, de sorte qu'il y a suivant le cas *acrogamie* ou *basigamie*: L'auteur qualifie le phénomène du nom d'*homœogamie.*

La fécondation existe dans la plante précédente. Il n'en est pas de même dans une espèce voisine le *Balanophora elongata*, étudié par Treub (2). Bien que s'étonnant de l'erreur grossière commise par Hofmeister, Treub confirme les descriptions de Van Tieghem en ce qui concerne le développement de l'appendice stylaire et du sac embryonnaire, ainsi que la forme en U de ce dernier. Là s'arrête d'ailleurs la similitude. Les cellules extérieures au sac épaississent et modifient leur membrane de façon à lui former une enveloppe dure qui rend dès lors toute pollinisation impossible. Les noyaux polaires ne se fusionnent pas. Tous les noyaux dégénèrent à l'exception du noyau polaire supérieur. La différenciation des noyaux avant leur dégradation est suffisante pour permettre de reconnaître que l'oosphère et les synergides se trouvent dans la deuxième branche de l'U, celle qui s'est formée par croissance de la base du sac embryonnaire, alors que les antipodes sont logées dans la première branche. Le noyau polaire persistant, sans aucune fécondation ni union nucléaire, se divise en deux cellules ; l'inférieure demeure stérile, la supérieure produit l'albumen. C'est une cellule interne de cet albumen qui se transforme en un embryon de 5 à 10 cellules, tandis que le reste de l'albumen se remplit d'une substance huileuse et que les noyaux se défigurent.

---

(1) Van Tieghem : C. R. Ac. Sc., t. 125, 1897.

(2) Treub : *L'organe femelle et l'apogamie de Balanophora elongata Bl.* (Ann. J. bot. Buitenzorg, t. 15, 1898).

Il ne s'agit pas ici de parthénogenèse, mais d'une forme d'apogamie nouvelle. On connaissait chez les Angiospermes des embryons formés sans fécondation préalable par l'oosphère, des embryons supplémentaires tirant leur origine soit des synergides, soit des antipodes, soit d'une division de l'embryon, soit encore de cellules du nucelle, mais non des germes nés dans un prothalle provenant du noyau polaire. C'est, dit Treub, un phénomène de régression : la macrospore se remet à produire un prothalle indépendamment de toute fécondation. Il serait intéressant de savoir si le nombre des chromosomes est constant. Malheureusement Treub n'a pu les compter à cause de leur nombre élevé.

Lotsy (1) a fait des recherches sur le *Balanophora globosa*. Sa description est conforme point par point à celle de Treub.

Chodat et Ch. Bernard (2) ont étudié une autre Balanopborée, *Helosis Guyanensis*, mais n'ont pu suivre qu'une partie du développement. Le noyau de sac embryonnaire se divise en deux : l'inférieur dégénère (souvent après un dédoublement préalable) ; le supérieur par deux bipartitions successives donne 4 noyaux dont le polaire supérieur qui paraît fournir l'albumen sans union, ni fécondation. L'embryon réduit à quelques cellules est inclus dans l'albumen. Il est possible qu'il se développe sans fécondation et provienne de l'albumen.

Lang (3) a observé la formation de sporanges (génération à 2 n chromosomes) sur des prothalles de Fougères (génération à n chromosomes) ; mais on ne sait comment se fait le passage de l'un à l'autre. Lang a seulement trouvé dans ces prothalles des cellules à deux noyaux.

Divers. — Swingle (4) signale, dans le protoplasme pariétal de quelques Saprolégniées et Floridées, la présence d'un nombre considérable de petits corps cylindriques, bacilliformes, doués d'un mouvement ondulatoire propre. Ces corps existent à tout âge et dans toutes les localités et ne paraissent pas être des parasites. Ce sont peut-être des organes nouveaux de la cellule, l'auteur les nomme *vibrioïdes*.

---

(1) Lotsy : *Balanophora globosa Jungh, eine wenigstens örtlich verwitterte Pflanze* (Ann. J. bot. Buitenzorg. t. 16, 1899).

(2) Chodat et Ch. Bernard : *Sur le sac embryonnaire d'Helosis guyanensis* (Journ. de Bot., t. 14, 1900).

(3) Lang : *Prel. statement on the development of sporangia upon Fernprothalli* (Ann. of Bot., t. 10, 1897). *On apogamy, etc.* (Phil. Trans., 1898).

(4) Swingle : *Two new organs of the plant cell* (Bot. Gaz., t. 25, 1898).

Lagerheim (1) a retrouvé ces corps dans une Saprolégniée (*Dyctiuchus*) et dans l'*Ascoidea rubescens*. On dirait des Bacilles se multipliant par bipartition. Ces bâtonnets (2 à 20 μ sur 0,5 μ) se colorent par la fuchsine, le violet de méthyle, le violet de Gentiane, l'iode, etc. Ils se comportent donc vis-à-vis des colorants comme des Bactéries. Lagerheim les considère cependant comme des organes de la cellule et les compare aux nématoplastes décrits par Zimmermann (1893) dans les poils de la Momordique et le méristème radiculaire de la Fève.

Boulet (2) donne quelques faits de nature à montrer que les vacuoles sont des organes différenciés, entourés d'une membrane propre, et non de simples lacunes du protoplasme remplies de suc. Les cristaux localisés dans les vacuoles n'en sortent jamais, bien qu'animés de mouvements browniens. La membrane limitante ne saurait appartenir au protoplasme, puisque le contour en est particulièrement net quand le protoplasme est légèrement altéré par la plasmolyse. D'autre part, les acides rendent cette membrane très évidente par une sorte de coagulation. Ce n'est pas la surface du suc vacuolaire qui se coagule ainsi, car le liquide qui s'en échappe par les lignes de rupture n'éprouve aucune action de la part de l'acide.

Tschirch (3) montre que le fruit du Caféier contient dans l'épiderme et les cellules sous-épidermiques des chromatophores violets, formant souvent de gros amas. Il est à remarquer que les pigments bleus ou violets sont surtout connus à l'état dissous dans le suc cellulaire. **Kraemer** (4) confirme le fait. Ce sont des cristaux d'une substance colorante qui donne les mêmes réactions que le suc cellulaire rouge.

Amidon. — Nägeli (1858) considère les grains d'amidon comme constitués au point de vue physique de particules élémentaires ou *micelles* en forme de prismes parallélipipédiques, au point de vue chimique de deux substances, l'amylocellulose et la granulose. Arthur Meyer (1895) a émis l'opinion qu'ils étaient formés de deux sortes de cristaux aciculaires ou *trichites*, cristaux d'amylose-α (amylocellulose) et d'amylose-β (granulose) groupés en sphérocristaux et soudés en séries rayonnantes ramifiées, laissant entre elles des pores ; il peut y avoir aussi de l'amylodextrine et de la dextrine.

---

(1) Von Lagerheim : *Ueber ein neues Vorkommen von Vibrioiden in den Pflanzenzellen* (Ofversigt k. Svenska Vet. Ak. Förhandl., 1899).

(2) Boulet : *Sur la membrane de l'hydroleucite* (Rev. gén. de Bot., t. 12, 1900).

(3) Tschirch : *Violette Chromatophoren in der Fruchtschale des Kaffees* (Schweiz. Wochenschr. Chem. Pharm., 1898).

(4) Kraemer : *Ueber das angebliche Vorkommen von violetten Chromatophoren* (Bot. Centralbl., t. 84, 1900).

Bütschli (1) trouve qu'un grand nombre de substances organiques ou inorganiques et en particulier l'amidon de l'Arow-root, de la Pomme de terre, du Blé, présentent comme le protoplasme une structure alvéolaire. A. Meyer pense que l'amidon forme dans l'eau une émulsion dans laquelle l'amylose conserve la structure cristalline. Bütschli dit que l'action de l'eau bouillante détermine une vraie dissolution de l'amidon, puisque, après refroidissement, une partie de cette substance prend la forme de lamelles, de filaments, de granules.

Rothert (2), considère le mémoire d'A. Meyer comme d'importance capitale. Il critique cependant quelques points de détail Le gonflement des grains d'amidon n'est pas dû seulement à la pénétration de l'eau dans les pores, il y a aussi certainement imprégnation de l'amylose par l'eau. Il n'est pas certain que le grain soit toujours complètement entouré par le leucite, et que le ferment qui le digère soit nécessairement produit par leucite.

*Puriewitsch (3), conteste la théorie de Bütschli. La structure des grains d'amidon, des fibres du Coton et du *Nerium*, etc., s'accorde beaucoup mieux avec la théorie micellaire. Les membranes notamment devraient posséder, si elles étaient alvéolaires, des propriétés optiques différentes suivant leur état d'hydratation, ce qui ne semble pas être le cas.

Les grains d'amidon et les sphérites d'inuline se ressemblent en presque tous les points essentiels selon Hugo Fischer (4). La principale différence est la stratification. La théorie alvéolaire pas plus que la théorie des trichites ne sont compatibles avec les propriétés physiques des grains ou sphérites. La théorie micellaire n'est pas davantage acceptable. La formation de couches alternativement claires et sombres n'est pas liée à l'alternance du jour et de la nuit, car elle a lieu à un éclairement continu (électrique), chez *Pellionia Daveauana*.

Pour Kraemer (5), le grain d'amidon est formé d'une substance cristalloïde et d'une substance colloïde, inégalement réparties dans les strates. Les strates sombres sont constituées surtout de substance colloïde ; c'est la matière cristalloïde qui prédomine dans les couches claires. La couche périphérique, plus résistante aux réactifs, poreuse et élastique, est un anhydride d'amylose. Dans certains cas, il y a aussi des dextrines et autres hydrates de carbone (maltose, dextrose, lévulose), mais ce sont sans doute des produits d'altération. La membrane cellulaire est également constituée de lamelles colloïdes et de lamelles cristalloïdes ; mais là ces dernières sont formées de cellulose et non de granulose. Dans le grain d'amidon et la membrane cellulaire existent des canaux, traversant la zone de croissance et servant probablement au transport des substances nutritives.

---

(1) Bütschli : *Untersuchungen über Strukturen*, Leipzig (Engelmann), 1898.— *Ueber die Herstellung von künstlichen Stärkekörner oder von Spharokrystallen der Stärke* (Verh. Naturf. Medic. Ver. Heidelberg, 1897).

(2) Rothert : *Einige Bemerkungen zu A. Meyer's Untersuchungen über die Stärkekörner* (Ber. deutsch. bot. Ges., t. 15. 1897).

(3) Puriewitsch : *Ueber das Wabenstruktur der pflanzlichen organischen Körper* (Ber. deutsch. bot. Ges., t. 15, 1897).

(4) Hugo Fischer : *Ueber Inulin*, etc. (Cohn's Beitr., t. 8, 1898). — *Ueber Starke und Inulin* (Beih. Bot. Centralbl., t. 12, 1902).

(5) Kraemer : *The structure of the starchgrain* (Bot. Gaz., t. 34, 1902). — *On the continuity of protoplasm* (Proc. Amer. Philosoph. Soc. Philadelphie, 1902).

L'amidon du Blé, de l'Orge, du Seigle, est, d'après Peter (1) constitué de plusieurs grains (jusqu'à 25). C'est ce qui produit l'apparence réticulée et les enfoncements cratériformes, considérés par Nägeli comme dus à un commencement de digestion.

Leclerc du Sablon (2) étudie les réserves hydrocarbonées (amidon, inuline, dextrine, sucres) et décrit la répartition, le mode de formation et de digestion de ces substances dans des tubercules, des rhizomes, des bulbes. Chez les plantes bisannuelles, les réserves se forment la première année et disparaissent la deuxième ; entre les deux périodes est une phase de repos. Pour les plantes vivaces, il existe avant la consommation totale des réserves plusieurs alternatives de vie ralentie et de vie active. La proportion des réserves passe par un minimum au début de la vie active, puis par un maximum au commencement de la période de repos. Mais durant la vie ralentie, la proportion n'est pas constante : les réserves commencent à se transformer avant la formation des organes nouveaux (Jacinthe, Oignon, Ficaire). La floraison ne correspond pas toujours à une grande activité interne. C'est en somme comme un magasin de substances alimentaires que se comporte l'organe de réserve. La proportion d'eau varie en sens inverse de celle de la réserve et l'influence du milieu sur ce phénomène est relativement faible. L'une des substances qui contribue le plus à attirer l'eau dans l'organe est le sucre. La quantité de ce dernier corps varie dans le même sens que la teneur en eau.

---

(1) Peter : *Ueber hochzusammengesetzte Stärkekörner und Endospern von Weizen, Roggen und Gerste* (Oesterr. bot. Zeitschr., 1900).

(2) Leclerc du Sablon : *Rech. sur les reserves hydrocarbonées des bulbes et des tubercules* (Rev. gén. de Bot., t. 10, 1898). — Voir aussi : Sur les tubercules d'Orchidées (C. R. Ac. Sc., t. 125, 1897). — Sur les matières de réserve de la Ficaire (C. R. Ac. Sc, t. 126, 1898). — *Sur la digestion de l'amidon dans les plantes* (C. R. Ac. Sc., t. 127, 1898).

(*A suivre*). H. Ricôme.

504 — Lille, imp. Le Bigot Frères. Le Gérant, Th. Clerquin.

MODE DE PUBLICATION & CONDITIONS D'ABONNEMENT

La **Revue générale de Botanique** paraît le 15 de chaque mois et chaque livraison est composée de 32 à 48 pages avec planches et figures dans le texte.

Le prix annuel (payable d'avance) est de :

20 fr. pour Paris, les Départements et l'Algérie.

22 fr. 50 pour l'Étranger.

Aucune livraison n'est vendue séparément.

Adresser les demandes d'abonnements, mandats, etc., à M. l'Administrateur de la LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT, 1, rue Dante, à Paris.

Adresser tout ce qui concerne la rédaction à M. Gaston BONNIER, professeur à la Sorbonne, 15, rue de l'Estrapade, Paris.

Il sera rendu compte dans les revues spéciales *des ouvrages, mémoires ou notes dont un exemplaire aura été adressé au Directeur de la Revue générale de Botanique. De plus l'ouvrage envoyé sera annoncé immédiatement sur la couverture.*

Les auteurs des travaux insérés dans la *Revue générale de Botanique* ont droit gratuitement à vingt-cinq exemplaires en tirage à part.

Librairie Générale de l'Enseignement, 1, rue Dante, Paris.

VIENT DE PARAITRE :

COURS
DE
BOTANIQUE
Phanérogames

CELLULE ET TISSUS ; MORPHOLOGIE ; ANATOMIE ;
CLASSIFICATION ; FAMILLES DE PHANÉROGAMES ;
APPLICATIONS AGRICOLES, INDUSTRIELLES, MÉDICALES ;
PALÉONTOLOGIE ; HISTORIQUE

par MM.

GASTON BONNIER
MEMBRE DE L'INSTITUT (Académie des Sciences)
PROFESSEUR DE BOTANIQUE
A LA SORBONNE

LECLERC DU SABLON
PROFESSEUR DE BOTANIQUE
A L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE
DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES

A L'USAGE
des Élèves des Universités, des Écoles de Médecine et de Pharmacie,
et des Écoles d'Agriculture

Avec 2389 figures inédites
par J. POINSOT et A. MILLOT

Un volume de 1.332 pages in-8. — PRIX *(franco)*. **20 fr.**

On peut souscrire dès à présent à la Deuxième Partie du COURS DE BOTANIQUE (Cryptogames, Physiologie, Géographie botanique, etc.).

L'ouvrage paraîtra en fascicules et formera un volume d'environ 1.500 pages in-8 et renfermant plus de 2.000 figures, la plupart dessinées d'après nature.

Prix de Souscription au COURS DE BOTANIQUE (2e Partie). 15 fr.

(Une fois l'ouvrage terminé, le prix sera augmenté)

Les souscriptions à l'ouvrage complet sont supprimées. On ne peut plus actuellement souscrire qu'à la Deuxième Partie du COURS DE BOTANIQUE, aux conditions ci-dessus.

IMP. LE BIGOT FRÈRES

REVUE GÉNÉRALE
DE
BOTANIQUE

DIRIGÉE PAR

M. Gaston BONNIER

MEMBRE DE L'INSTITUT,
PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA SORBONNE

TOME DIX-SEPTIÈME

Livraison du 15 Août 1905

N° 200

*Entered at the New-York Post Office
as Second Class matter.*

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
1, RUE DANTE, 1
1905

LIVRAISON DU 15 AOUT 1905

Pages

I. — RECHERCHES SUR LA GERMINATION DES SPORES ET LA CONJUGAISON CHEZ LES LEVURES (avec planches et figures dans le texte), par **M. A. Guilliermond** 337

II. — REVUE DES TRAVAUX D'ANATOMIE, parus de 1897 à 1902 (avec figures dans le texte), par **M. H. Ricôme** *(suite)*. 377

PLANCHES CONTENUES DANS CETTE LIVRAISON

Planche 6. — *Saccharomyces Ludwigii.*

Planche 7. — Levure de Johannisberg II.

Planche 8. — Levure de Johannisberg II et *Saccharomyces Saturnus.*

Planche 9. — *Schizosaccharomyces octosporus; Sch. mellacei; Zygosaccharomyces.*

Cette livraison renferme en outre de nombreuses figures dans le texte.

Pour le mode de publication et les conditions d'abonnement, voir à la troisième page de la couverture.

RECHERCHES

SUR LA

GERMINATION DES SPORES ET LA CONJUGAISON CHEZ LES LEVURES

par M. A. GUILLIERMOND

(Planches 6 à 9)

I. Historique

Hansen (**1**) a constaté que les spores du *Saccharomyces Ludwigii*, au lieu de germer comme les spores des autres levures par formations de bourgeons sur plusieurs points de leur surface, à la façon des cellules végétatives, se développent d'une manière spéciale : elles se fusionnent deux à deux, puis, donnent naissance à une sorte de tube germinatif (*promycélium* de Hansen), qui produit les nouvelles cellules par un cloisonnement transversal, accompagné d'un léger étranglement. Nous avons montré dans un précédent article (**2**) que ces fusions sont toujours accompagnées de fusions nucléaires ; elles offrent donc tous les caractères d'une conjugaison isogamique et nous avons donc été amené à les considérer comme une fécondation. Cette conclusion ne cadrait pas avec les données que l'on possède sur la copulation des Ascomycètes et avec les observations de Barker et les nôtres sur la conjugaison de certaines levures. Barker (**3**) avait décrit, en effet, une conjugaison isogamique précédant la formation de l'asque chez le *Zygosaccharomyces* et nous (**4**) avions obtenu des résultats analogues chez les *Schizosaccharomycètes*. Nous avons essayé d'interpréter la conjugaison du *S. Ludwigii* (**2**) de la manière suivante : si l'on assimile l'asque des levures à celui des Ascomycètes, on doit le considérer comme un appareil de réduction chromatique, ainsi qu'on l'admet généralement pour ces derniers ; or, d'après cette manière de voir, dans le *Zygosaccharomyces* et les *Schizosaccharomycètes*, le tronçon sexué ou gamétophyte (à *n* chromosomes) comprendrait tout le développement végétatif de la levure depuis des spores jusqu'à la conjugaison ayant pour réslutat de donner naissance à la cellule mère de l'asque ; il serait donc très développé. Le tronçon asexué ou sporophyte (à 2 *n* chromosomes) serait, au contraire, réduit à la cellule mère de l'asque depuis sa naissance jusqu'à la formation des spores. Dans le *S. Ludwigii*, le cycle évolutif serait l'inverse ; le gamétophyte réduit aux spores (depuis leur formation jusqu'à leur germination pendant laquelle elles subissent la conjugaison) serait très raccourci, aux dépens du sporophyte qui comprendrait tout le reste du développement.

Vers la même époque, Hansen (**5**), dans une note intitulée « La spore des *Saccharomyces* devenu sporange. » (où il montrait que dans les spores des levures se transforment directement en asques, si on les place dans un milieu défavorable, au moment où elles commencent à germer) avait signalé, dans la levure de Johannisberg, quelques cas de fusion entre les spores lors de leur germination. Plus récemment, Klöcker (**6**) en a retrouvé dans une levure nouvelle, découverte par lui, le *S. Saturnus*, et Lepeschkin (**7**) dans le *Sch. mellacei*. On sait, d'autre part, que Hansen en avait observé autrefois dans les spores du *S. cerevisiæ*, mais, dans ces dernières, les fusions, d'ailleurs exceptionnelles, diffèrent essentiellement de celles du *S. Ludwigii* et ne présentent morphologiquement aucune ressemblance avec une conjugaison.

Cet ensemble de résultats nouveaux était, *a priori*, en contradiction avec l'interprétation que nous avions donnée pour le *S. Ludwigii* et l'on était en droit de penser qu'il s'agissait plutôt, dans ces fusions, d'anastomoses analogues à celles que l'on rencontre parfois entre les spores (1) ou entre les articles de divers Champignons, d'autant plus que la différenciation du noyau des levures, étant très délicate, peut prêter à des erreurs. En effet, les fusions qui sont presque générales entre les spores du *S. Ludwigii* n'étaient signalées qu'à l'état d'exception dans les autres levures ; mais l'argument le plus sérieux contre notre manière de voir était le fait constaté par Lepeschkin de la fusion des spores chez le *Sch. mellacei*, dans lequel nous avions nous-mêmes décrit une conjugaison au moment de la formation de l'asque : il paraît inadmissible qu'il puisse exister deux fécondations dans l'évolution d'un même organisme. Ces considérations nous ont donc amené à entreprendre de nouvelles recherches sur la germination des spores des levures, dans le but d'essayer d'éclaircir cette question.

---

(1) Les fusions qui s'accomplissent très fréquemment dans les conidies levures des Ustilaginées présentent, en effet, des caractères analogues. On sait que de Bary, frappé de leur analogie avec les conjugaisons, les avait prises pour des actes sexuels. Ces fusions sont aujourd'hui considérées comme de simples anastomoses ; elles ne sont pas accompagnées de fusion nucléaire, d'après Dangeard. Cependant, dans un travail tout récent, Federley (**8**) a constaté la fusion nucléaire dans les conidies levures de l'*Ustilago Tragopogi pratensis* ; mais les observations de cet auteur sont loin d'être suffisantes et n'apportent pas de preuves décisives. (Voir à ce sujet l'article de Massart (**9**). M^lle^ Popta (**10**) a observé aussi des fusions s'opérant constamment dans les spores des *Protomyces* au moment de leur germination ; ces fusions n'ont aucun des caractères de la conjugaison ; elles ne sont pas accompagnées de fusion nucléaire.

II. TECHNIQUE

Nous avons fait sporuler sur tranche de carotte les levures que nous voulions étudier. Il existe toujours dans les cultures un nombre plus ou moins considérable de cellules qui sont devenues asporogènes : on peut augmenter très sensiblement le nombre des cellules sporogènes en employant les méthodes indiquées par Beyerinck et Hansen. On extrait, à l'aide d'un fil de platine, une masse de levure développée sur une tranche de carotte et ayant formé des spores, puis, on l'étale sur une lame que l'on place pendant vingt-quatre heures dans une étuve chauffée entre 55° et 60°. Les cellules n'ayant pas sporulé sont tuées à cette température et seules les spores résistent. Cette opération terminée, on humecte le contenu de la lame avec de l'eau et on le transporte à l'aide d'un fil de platine sur un tube à tranche de carotte stérilisé ; on obtient ainsi une culture très sporogène, issue seulement des spores de la culture précédente.

Pour suivre la fusion des spores en cultures sur cellules Van Tieghem, nous nous sommes servis, comme milieu de cultures, de jus de raisin à 8 % de gélatine.

Pour les études cytologiques, nous avons presque toujours fait germer les spores sur tranches de carotte. Les cellules extraites en grande abondance, à l'aide d'un fil de platine, d'une culture dont les cellules ont formé leurs spores, sont ensuite placées sur une tranche de carotte stérilisée, puis laissées à l'étuve à 25° pendant un temps qui varie avec l'espèce de la levure et le stade de germination que l'on veut étudier. Malgré l'emploi de la méthode précédemment indiquée, il reste toujours dans les cultures un certain nombre de cellules ne sporulant pas : celles-ci se développent avant les spores et empêchent souvent de retrouver les stades de germination de ces dernières ; il y a donc avantage à étaler de nouveau les levures sporulées sur une lame que l'on chauffe pendant vingt-quatre heures à 55° ou 60°, avant de les faire germer sur tranche de carotte, de façon à tuer les cellules végétatives. Nous nous sommes assurés préalablement que ce traitement ne déterminait aucune variation dans le mode de germination des spores. Ce procédé a surtout l'avantage, comme nous le verrons plus loin, de permettre d'étudier d'une façon très précise la germination des spores de la levure de Johannisberg, qui sans cela pourrait prêter à certaines erreurs. Il a cependant l'inconvénient de donner des préparations moins belles où les spores sont parsemées de cellules végétatives désorganisées et mal colorées.

Afin de chercher à éviter toutes causes d'erreurs dans une question aussi délicate, nous avons perfectionné autant que possible la technique histologique que nous avions employée dans nos précédentes recherches (2). Au lieu de continuer, pour les fixations, l'usage de l'acide picrique ou de l'alcool, nous avons reconnu que le picroformol (Bouin) donnait des résultats bien supérieurs ; aussi la plupart de nos fixations ont été faites à l'aide de ce procédé. La fixation dure douze heures, après quoi, on lave à l'alcool à 70°, renouvelé jusqu'à ce qu'il ne jaunisse plus par l'acide picrique ; ce lavage doit être effectué avec le plus grand soin. Un autre procédé qui donne presque toujours de très bons résultats est le liquide de Péreniy (1) ; on laisse agir le fixateur pendant 12 heures, puis on lave à l'alcool à 70°. Le liquide de Flemming peut être employé aussi, à condition toutefois de décolorer les cellules par le peroxyde d'hydrogène suivant la méthode d'Overton ; ce procédé est généralement inférieur aux précédents ; la pénétration ne se fait

(1) Acide chromique à 0,5 p. 100, 3 parties.
Acide nitrique à 10 p. 100, 4 —
Alcool. . . . . 3 —

en effet, pas très régulièrement dans toutes les cellules ; il permet cependant, avec des colorations à l'hématoxyline ferrique, d'obtenir quelquefois les détails de structure du noyau d'une façon plus nette qu'avec le picroformol. Le liquide de Lenhossèk donne également de bons résultats ; d'autres, tels que les liquides de Zenker et de Tellyesiuchy ont été essayés sans succès.

Dans quelques cas, on peut pratiquer des coupes à la paraffine : on coupe soit un amas de levures adhérentes, soit un fragment de carotte renfermant une couche épaisse de levûres ; les résultats sont généralement peu satisfaisants.

Comme colorants, nous avons dû continuer l'usage de l'hémalun et de l'hématoxyline ferrique ; les procédés qui nous (**11**) avaient donné des résultats très satisfaisants dans l'étude des Ascomycètes ont été essayés sans succès, de même que certains réactifs employés dans ces derniers temps pour les Protozoaires tels que le bleu Marino : nous avons, cependant, obtenu parfois d'assez bonnes préparations avec la safranine lichtgrün et le bleu polychrome, mais les régressions sont extrêmement délicates et les préparations ne peuvent être conservées que dans le Baume de Canada lequel contracte fortement les cellules de levures.

Il n'existe pas de bons procédés de montage des préparations ; le meilleur est la glycérine gélatinée, mais il ne permet guère de conserver les préparations plus de six mois ou un an. Si l'on veut les conserver plus longtemps, il faut avoir recours au Baume de Canada, malgré ses inconvénients.

III. SACCHAROMYCES CEREVISIÆ, PASTORIANUS ET ELLIPSOÏDEUS

La germination de ces levures débute par un gonflement des spores, lesquelles bourgeonnent ensuite en tous sens à la façon des cellules végétatives. Nous n'avons jamais observé de fusions entre les spores (fig. 1). Il est vrai que ces fusions ne

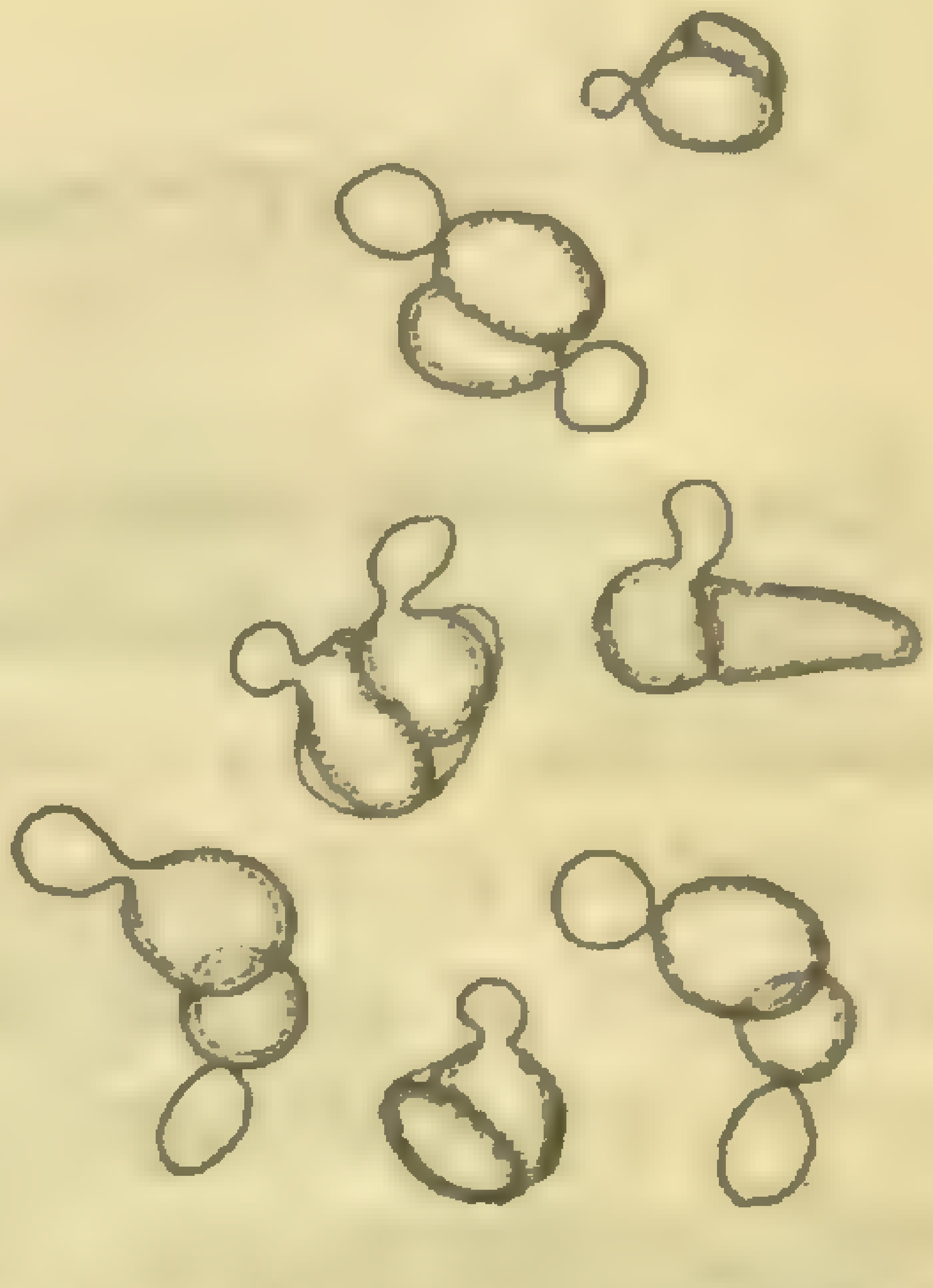


Fig. 1. — *Saccharomyces pastorianus* — Germination des spores (tranche de carotte après 12 heures) ; gross. environ 1000.

sont signalées par Hansen qu'à l'état d'exception (**1**) ; d'ailleurs, de l'avis de l'auteur, elles n'ont rien de commun avec celles qui s'accomplissent dans le *S. Ludwigii* ; en effet, elles ne consistent qu'en une dissolution progressive de la cloison qui sépare deux spores accolées l'une à l'autre, elles ne se produisent que lorsque le bourgeonnement des spores est déjà très avancé et n'ont jamais lieu entre des formations nouvelles (fig. 2) ; Hansen (**1**) interprète ce processus comme une sorte de parasitisme : une des spores cherche à s'alimenter chez l'autre pour satisfaire aux exigences de la formation de nouveaux bourgeons. Par conséquent, ces fusions ne ressemblent en aucune façon à des conjugaisons et ne doivent pas nous préoccuper ici.

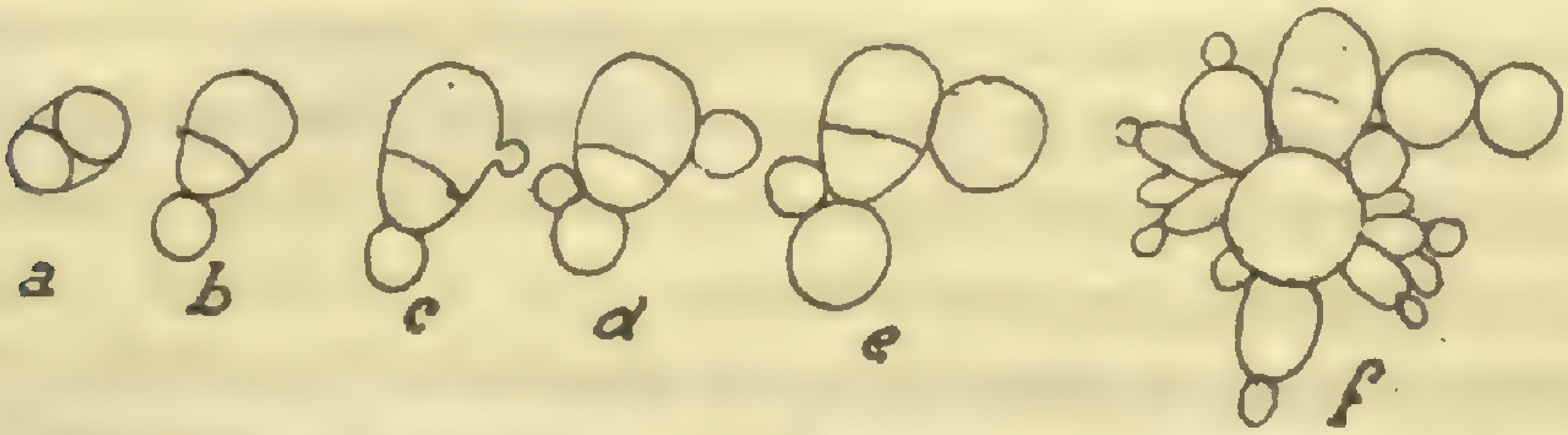


Fig. 2. — *Saccharomyces cerevisiæ.* — Germination des spores ; gross. environ 1000. Les deux spores se sont fusionnées à *f* par dissolution de la cloison séparatrice (d'après Hansen).

IV. SCHIZOSACCHAROMYCES MELLACEI

Les spores ne germent ordinairement qu'après la résorption de la membrane de l'asque. Cette résorption s'effectue de très bonne heure : les spores s'isolent ou restent groupées ensemble ; elles se gonflent et donnent naissance chacune à un petit tube qui se cloisonne et produit de nouvelles cellules (fig. 3). Souvent, il arrive que quelques-unes d'entre elles commencent à former un petit mamelon, puis ce dernier arrête sa croissance ; un autre mamelon se produit alors à côté, lequel se développe en un véritable tube de germination perpendiculaire au petit mamelon primitif : on obtient ainsi des figures ressemblant un peu à des T dont la barre horizontale comprend deux mamelons (fig. 3, *a*, *b*, *c*, *d*), l'un étant la spore et l'autre provenant du bourgeon avorté ;

ces figures rappellent vaguement les stades de fusion des spores du *S. Ludwigii* et les deux mamelons dont nous venons de parler pourraient être considérés comme des spores : c'est ce que Lepeschkin (7) avait attribué à tort à la fusion de deux spores; en réalité, on ne constate pas de fusion entre les spores de cette levure.

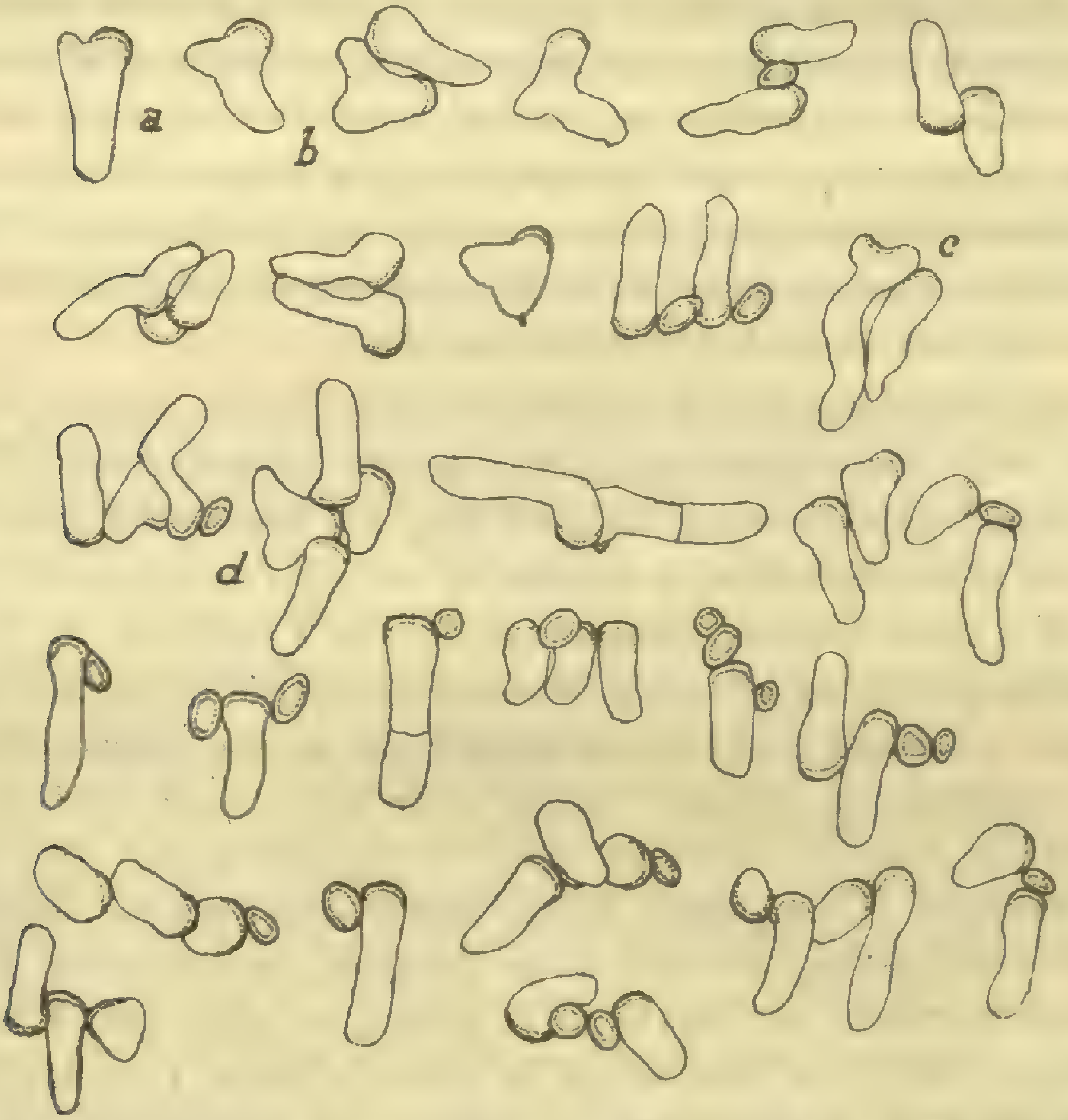


Fig. 3. — *Schizosaccharomyces mellacei.* — Germination des spores (tranche de carotte après 10 heures) ; gross. environ 1000.

V. SACCHAROMYCES LUDWIGII

Malgré le long article (2) que nous avions consacré aux fusions des spores du *S. Ludwigii*, nous avons pensé qu'il ne serait pas inutile de reprendre leur étude à l'aide de nouvelles méthodes.

Au point de vue morphologique, les nouvelles observations, que nous avons faites, préciseront certaines remarques que nous avions déjà laissées entrevoir. Rappelons d'abord brièvement comment s'opère la germination des spores du *S. Ludwigii.* L'asque renferme presque toujours quatre spores : ces dernières naissent par paires aux deux pôles de la cellule mère de l'asque. Les deux spores de chaque pôle proviennent de la division d'un même noyau, elles sont donc sœurs : elles restent souvent soudées l'une à l'autre par une lame cytoplasmique, reste de l'épiplasme. A la maturité de l'asque, les spores sont très gonflées et occupent tout le volume de l'asque, mais elles restent soudées deux à deux par cette lame cytoplasmique, ce qui permet de reconnaître leur parenté.

Dans la germination des spores jeunes, la fusion s'opère, dans la règle, entre deux spores contiguës et provenant de la même division nucléaire : chacune émet un petit bec, les deux petits becs ainsi formés se rencontrent et se soudent en un canal de copulation. Cette fusion s'opère presque constamment dans l'intérieur de l'asque· Une fois qu'elle est effectuée, le canal de copulation ne tarde pas à donner naissance à un tube germinatif qui, en s'allongeant, perfore la membrane de l'asque : après avoir atteint une certaine longueur, ce tube se sépare du canal de copulation par une cloison transversale accompagnée d'une légère constriction, délimitant une cellule qui ne tarde pas de se détacher. La formation de cette première cellule est suivie de la naissance d'un grand nombre d'autres cellules se formant par le même procédé. Dans les levures ordinaires, le *S. cerevisiæ* par exemple, les spores germent d'une manière très différente ; elles ne produisent pas de tubes germinatifs et bourgeonnent en tous sens à la façon de cellules végétatives. Les spores du *S. Ludwigii* germent, au contraire, dans une direction déterminée par la formation d'un tube germinatif qui donne naissance aux nouvelles cellules par cloisonnement accompagné d'étranglement. Hansen (**1**), qui le premier remarqua cette particularité, a désigné ce tube germinatif sous le nom de *promycélium*, en le comparant aux promycéliums d'Urédinées et d'Ustilaginées. Nous avions déjà laissé entendre que cette expression de promycélium ne nous paraissait pas très exacte. Dans les Urédinées, en effet, le promycélium dérivé de la téleutospore est un tube cloisonné en quatre cellules dont chacune donne naissance à une basidiospore ; dans les Ustilaginées, les chlamydospores produisent aussi un tube cloisonné, dont chaque cellule fournit des conidies. Ces promycéliums sont considérés comme l'homologue des basides et les spores qu'ils produisent ont été assimilées à des basidiospores. Mais dans le tube germinatif du *S. Ludwigii,* nous ne constatons rien de semblable ; la formation du tube de germination n'a rien de très particulier, si l'on considère que le canal de copulation est seul l'endroit favorable à la formation des nouvelles cellules, puisque les spores restent individualisées et sont enveloppées d'une membrane épaisse ; de plus ce mode de multiplication des spores ne diffère pas, en réalité, du mode de multiplication des cellules végétatives de cette levure. On sait que, en effet, le *S. Ludwigii* se distingue de toutes les autres levures parce que ses cellules se divisent par un procédé intermédiaire entre le cloisonnement et le bourgeonnement ; en outre, la formation des bourgeons, au lieu de s'effectuer à un endroit quelconque de la cellule, ne se produit guère qu'aux deux extrémités longitudinales de la cellule. Mais laissons pour un moment cette question.

Le mode de germination que nous avons décrit est le plus fréquent : il peut subir cependant de nombreuses variations. La fusion des spores ne s'opère pas toujours dès le début de leur développement : les deux becs destinés à se souder prennent alors la forme de tubes qui ne se fusionnent qu'après s'être plus ou moins allongés (fig. 4, *c*) ; c'est ce qu'Hansen avait déjà remarqué : il avait montré, en effet, que la fusion se fait tantôt entre les spores elles-mêmes, tantôt entre leurs promycéliums. Il peut se faire aussi que deux spores contiguës produisent chacune un petit bec en sens opposé : quelquefois ces becs s'allongent, forment de longs tubes qui finissent par se rencontrer et souder en décrivant une circonférence (fig. 4, *a*). Enfin, les spores, ne se développant pas toujours simultanément ou quelques-unes d'entre elles étant mortes, on voit parfois des fusions entre des spores non contiguës d'un asque ou même entre des spores appartenant à des asques différents, voisins l'un de l'autre (fig. 4). Dans ce cas, les spores sont obligées de fournir de longues protubérances pour arriver à se rejoindre : quelquefois même, ces protubérances renoncent à se fusionner : elles se cloisonnent et donnent des cellules par bourgeonnement latéral (fig. 4, *b*). Nous (**4**) avions signalé, dans le *Sch. octosporus*, des cas analogues de cellules éloignées ayant émis des protubérances très allongées pour se rejoindre et qui, sur le point de se fusionner, se cloisonnent et deviennent le siège d'une multiplication cellulaire. Enfin, il existe toujours une certaine quantité de spores qui germent isolément ; ces dernières (fig. 4) fournissent chacune un petit tube qui prend la forme d'une cellule normale et se détache, mais

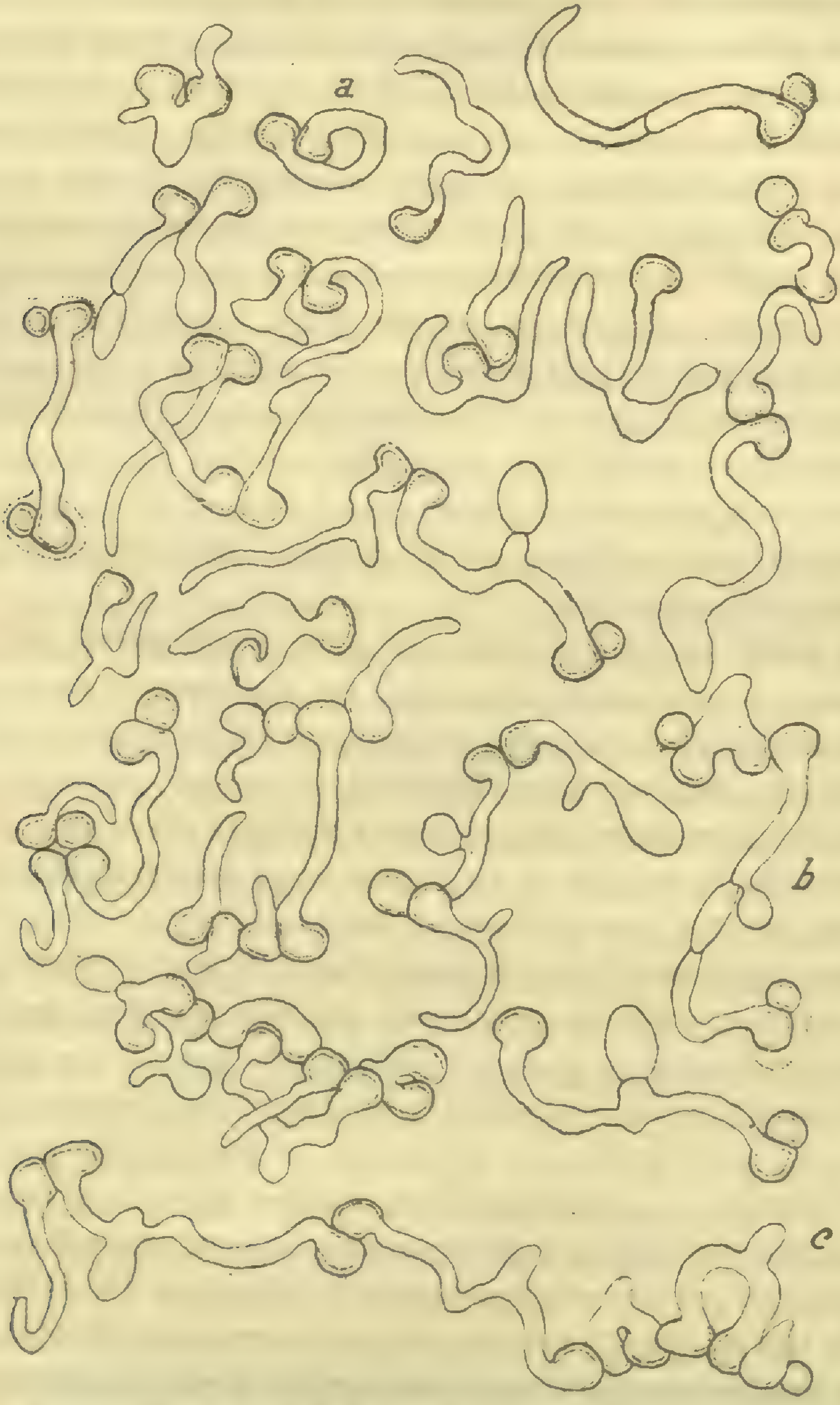


Fig. 4. — *Saccharomyces Ludwigii.* — Germination des spores âgées (tranche de carotte, après 12 heures) ; gross. environ 1000.

le plus souvent, elles produisent des tubes plus ou moins contournés qui après avoir atteint une longueur souvent assez considérable finissent par se cloisonner. Il paraît donc évident que ces tubes sont destinés à rechercher d'autres tubes émis par des spores voisines et que, s'ils finissent par se cloisonner, c'est qu'ils ont échoué dans leurs tentatives de fusion. C'est le cas que nous avons longuement décrit dans les Schizosaccharomycètes et que Barker a lui-même signalé dans le *Zygosaccharomyces*. Ces tubes, que Hansen appelle des promycéliums, n'ont donc d'autre signification que d'être des organes destinés à se fusionner et qui, lorsqu'ils n'y parviennent pas, finissent par germer directement en se cloisonnant. Ils n'ont rien de comparable aux tubes de germination fournis par les spores fusionnées ; ces derniers, que Hansen avait aussi considérés comme des promycéliums, ne diffèrent pas sensiblement des cellules végétatives de cette levure. D'ailleurs, une preuve décisive nous est donnée par une variété du *S. Ludwigii* dont les spores germent toujours isolément. On se rappelle, en effet, que nous avions signalé dans nos précédentes recherches (**4** et **12**) une variété de *S. Ludwigii* toujours apogame ; cette variété ne diffère par aucun autre caractère de la précédente ; ses spores germent d'une manière un peu différente de celles qui germent isolément dans le *S. Ludwigii* typique : elles ne fournissent généralement pas de longs tubes germinatifs, mais elles se gonflent et se transforment chacune en une cellule végétative qui bourgeonne à son extrémité ; elles germent donc comme les zygospores de la précédente variété (fig. 5).

Hansen avait remarqué que les spores très anciennes subissent très rarement la fusion et germent presque toutes isolément ; en outre, il avait observé que les promycéliums provenant de ces spores sont beaucoup plus développés que ceux des jeunes spores. En réalité, cette observation paraît être incomplète, car, en suivant très méticuleusement la germination des spores âgées, nous sommes arrivés à des résultats quelque peu différents. Le nombre des spores qui germent isolément est, en effet, beaucoup plus grand : cela tient à ce qu'un grand nombre de spores sont mortes : aussi celles, qui sont en état de germer, éprouvent-elles beaucoup plus de difficulté à se fusionner ; étant fréquemment à côté de spores mortes, elles sont obligées beaucoup plus souvent de chercher à se fusionner avec des spores d'autres asques et il y a moins de chance qu'elles en rencontrent. La fusion, qui presque toujours s'effectuait entre des spores contigües et sœurs, dans la germination de spores jeunes, s'opère donc ici très fréquemment entre des spores appartenant à des asques différents. Il se passe ce que nous avions décrit dans les races de *Sch. octoporus* (**2**) manifestant une tendance à devenir asporogène. Pour cette même raison, les spores se fusionnent ordinai-

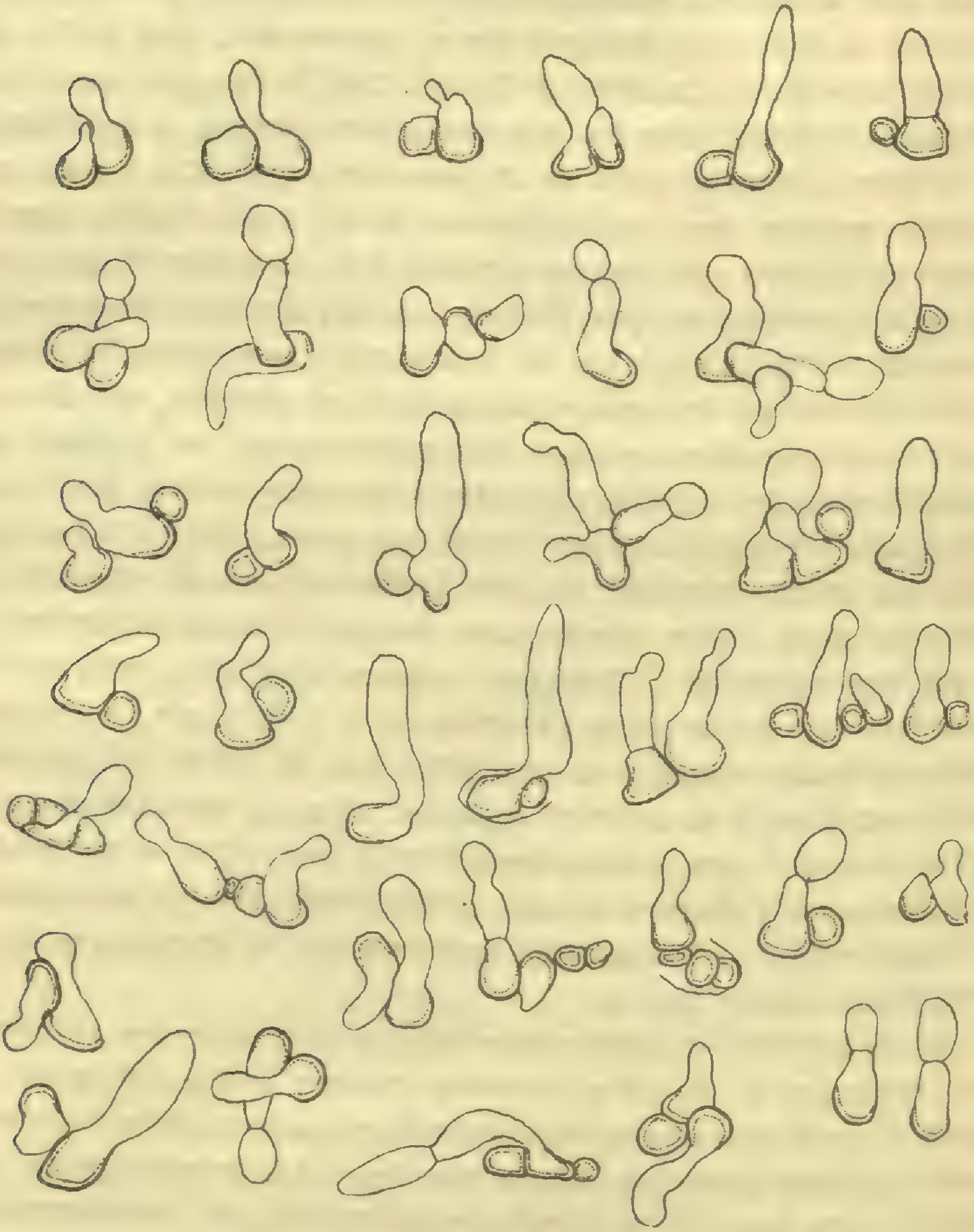


Fig. 5. — *Saccharomyces Ludwigii* (variété apogame). — Germination des spores (tranche de carotte, après 12 heures) ; gross. environ 1000.

rement, plus tardivement, ce qui explique que Hansen, ne les ayant pas observées suffisamment longtemps, a pu croire que presque toutes germaient isolément. C'est du moins, croyons-nous, ce qui ressort de l'examen que nous avons fait des germinations de spores datant de six mois à un an.

Nous avons repris à l'aide de fixations au picroformol, au Péreniy ou au Flemming, l'étude cytologique des fusions des spores du *S. Ludwigii*. Grâce à ces fixations nous avons pu obtenir la différenciation de la structure du noyau : on se souvient, en effet, que dans nos recherches précédentes, nous n'avions pu différencier le noyau de cette levure, autrement que sous forme d'un corps sphérique homogène. Ce corps homogène n'était autre chose que le nucléole, la chromatine et la membrane se colorant très difficilement étaient restées inaperçues. On peut facilement étudier la structure du noyau dans les cellules végétatives jeunes : on y distingue un nucléoplasme incolore limité par une membrane colorée et dans l'intérieur du nucléoplasme quelques fins granules de chromatine toujours très difficiles à mettre en évidence et un nucléole ayant la forme d'un croissant, accolé à la membrane (Pl. 1, fig. 1).

Les colorations des premiers stades de la fusion des spores sont difficiles ; cela tient à ce que la fusion des spores s'effectue presque constamment dans l'intérieur de l'asque et que c'est seulement le tube de germination en se développant qui fait éclater la membrane de l'asque ; cette double membrane, celle de l'asque et celle de la spore, fait souvent obstacle à la pénétration des colorants : la différenciation du noyau est donc très délicate dans les stades de fusion des spores : aussi dans notre première étude, les méthodes que nous avions employées ne nous avaient pas souvent permis d'étudier ces premiers stades de la germination : nous avons pu depuis, avec des fixations au picroformol et surtout au Péreniy et des colorations à l'hématoxyline ferrique, suivre d'une manière très précise tous les stades de la fusion nucléaire. Des coupes très fines à la paraffine peuvent être parfois employées pour cette étude, bien qu'en réalité il n'y ait toujours qu'une certaine quantité des cellules qui soient coupées.

Au moment de la formation des deux petits becs émis par les deux spores qui vont se fusionner, le noyau de chacune des spores reste ordinairement à la place qu'il occupait primitivement, même s'il se trouve à l'extrémité opposée au bec. Il ne s'introduit généralement dans le canal de copulation que lorsque la paroi séparatrice des deux cellules s'est résorbée et que la fusion des spores est effectuée : à ce moment, on observe des stades avec deux petits noyaux situés dans le canal de copulation, très rapprochés l'un de l'autre, et d'autres avec un seul noyau sensiblement plus gros que les deux précédents au milieu de ce canal (Pl. 1). On peut aussi rencontrer, mais beaucoup plus rarement, des stades à un noyau unique, très allongé, qui représente le stade de la fusion nucléaire (Pl. 1, fig. 11 et 14). Dans les stades à deux noyaux, ceux-ci étant très petits, il est rare que l'on puisse observer leur structure, mais il est plus facile de différencier cette structure dans les stades à un seul noyau. Pendant tous ces stades les deux spores restent très vacuolaires et remplies de corpuscules métachromatiques, tandis que le canal de copulation renferme un cytoplasme très dense, ce qui paraît indiquer qu'il s'y produit un mélange du cytoplasme des deux spores ; l'hémalun qui colore fortement le cytoplasme permet de se rendre compte de cette disposition.

La fusion opérée, le canal de copulation ne tarde pas à donner naissance au tube de germination (Pl. 1, fig. 31, 32, 34, 35, 40, 41) : ce n'est que lorsque ce dernier atteint sa dimension maxima que le noyau y pénètre et s'y divise, généralement par étranglement. Pendant le développement du tube de germination, le noyau grossit beaucoup et sa structure se laisse très nettement différencier. Remarquons que, dans tous ces phénomènes, le noyau montre une très grande indépendance vis-à-vis du cytoplasme, puisque la formation du canal de copulation et plus tard celle du tube de germination s'effectuent sans son concours. Nous avions déjà signalé cette particularité autrefois au sujet du bourgeonnement des cellules de levure.

La fusion nucléaire s'effectue de la manière que nous venons de décrire, dans la plupart des cas ; parfois, cependant, le phénomène s'opère de façon un peu différente. Ainsi, la fusion, au lieu de se produire dans le canal de copulation, peut s'opérer dans l'une des spores. D'autres fois, comme nous l'avons déjà dit, il arrive que la fusion des spores, qui généralement a lieu dès le début de leur gonflement, ne se fasse que tardivement (Pl. 1, fig. 20) : c'est ainsi que deux spores contiguës peuvent ne pas se développer simultanément : l'une aura déjà émis un long tube de germination dans lequel le noyau a pénétré, tandis que la seconde, en retard, formera un petit bec qui finira par se fusionner à la base du tube dérivé de la première, ; on rencontre donc des spores fusionnées, ayant déjà donné naissance à leur tube de germination, et dont les deux noyaux ne sont pas encore copulés (Pl. 1, fig. 30) ; c'est, qu'en réalité, le tube de germination provient de l'une des spores, et que la seconde moins développée ne s'est soudée à la première que beaucoup plus tard. La planche 1 nous montre un grand nombre de figures de la fusion nucléaire. La figure 34 de la planche 1 représente deux zygospores : dans la zygospore du haut, l'une des spores, avant de s'unir à sa congénère, avait déjà émis un petit bec ; celui-ci, n'ayant pu réussir à se fusionner, a arrêté son développement, pendant qu'un autre bec se formait à côté et parvenait à se conjuguer avec la spore voisine. Barker (**13** et **23**) a signalé plusieurs cas analogues dans la conjugaison du *Zygosaccharomyces*.

Hansen (**1**) avait constaté assez fréquemment la fusion de trois ou même de quatre spores ensemble ; nous n'avons remarqué qu'une ou deux fois, sur plusieurs centaines de préparations et sur des observations en cultures sur cellules Van Tieghem, des fusions de trois spores ; jamais nous n'avons rencontré de fusions de plus de trois spores. Ces fusions multiples constituent donc une anomalie excessivement rare dont Hansen s'est certainement exagéré la fréquence. Une fois, nous avons constaté la présence de trois spores fusionnées avec un seul noyau au milieu du canal de copulation, qui paraissait indiquer que les trois noyaux s'étaient fusionnés en un seul.

La présence de stades à un seul noyau succédant à des stades à deux noyaux, le noyau unique étant plus gros que les précédents, a été observée d'une manière très précise sur un nombre considérable de préparations et ne laisse pas place à d'autre interprétation que celle de la fusion nucléaire : celle-ci ne peut donc faire le moindre doute. En effet, l'existence de stade à un seul noyau succédant à des stades à deux noyaux ne peut pas être expliquée par une dégénérescence de l'un des deux noyaux, car on observerait probablement des traces de cette dégénérescence et, en tous cas, on ne trouverait pas de stades à deux noyaux très rapprochés l'un de l'autre au milieu du canal de copulation. Une autre objection plus sérieuse aurait pu nous être faite après notre première publication sur cette question : les deux spores, une fois fusionnées, donnent naissance, au milieu de leur canal de copulation, à un tube de germination qui se sépare de ce dernier par une cloison et forme une cellule. Cette cellule, une fois détachée, pourrait donc renfermer l'un des noyaux des deux spores, en admettant que la fusion n'ait pas lieu ; le canal de copulation ne posséderait plus alors qu'un seul noyau et nous aurions pu interpréter ce stade comme une figure où le canal de copulation n'a pas encore commencé sa multiplication et l'unique noyau comme le résultat de la fusion des noyaux primitifs. Mais les figures de ce stade diffèrent un peu de celles des stades précédents, par leur aspect extérieur : le canal de copulation, au lieu de présenter une surface ronde, montre généralement une surface plate par où s'est détachée la cellule ; en outre, presque constamment, *la fusion des spores et la fusion nucléaire s'effectuent dans l'intérieur de l'asque, ce qui ne laisse plus dès lors aucun doute.*

VI. LEVURE DE JOHANNISBERG II

La levure de Johannisberg II est une levure haute, découverte par Wortmann (**14**) en 1892 : ses cellules ressemblent un peu à celles du *S. cerevisiæ* et ne présentent aucun caractère bien particulier. Les asques renferment un nombre variable de spores, une à quatre ; le nombre le plus fréquent est quatre. Hansen (**5**) a étudié récemment la germination des spores de cette levure et a montré qu'elles germent d'une manière particulière : d'après cet auteur, au lieu de bourgeonner directement, elles s'allongent et produisent d'abord des tubes droits ou recourbés qui bourgeonnent ensuite sur toute leur surface. En outre, un certain nombre d'entre elles se fusionnent deux à deux avant de germer. Nous avons repris ces observations en cellules Van Tieghem ; les résultats que nous avons obtenus peuvent se résumer de la manière suivante : les spores se gonflent ; parfois elles commencent à germer dans l'intérieur de l'asque comme dans le *S. Ludwigii*, mais le plus souvent la membrane éclate au moment de leur gonflement. Tantôt elles germent isolément, tantôt elles se fusionnent deux à deux. Dans le premier cas, elles germent à peu près comme dans les levures ordinaires en bourgeonnant directement (fig. 6). Nous avions dit,

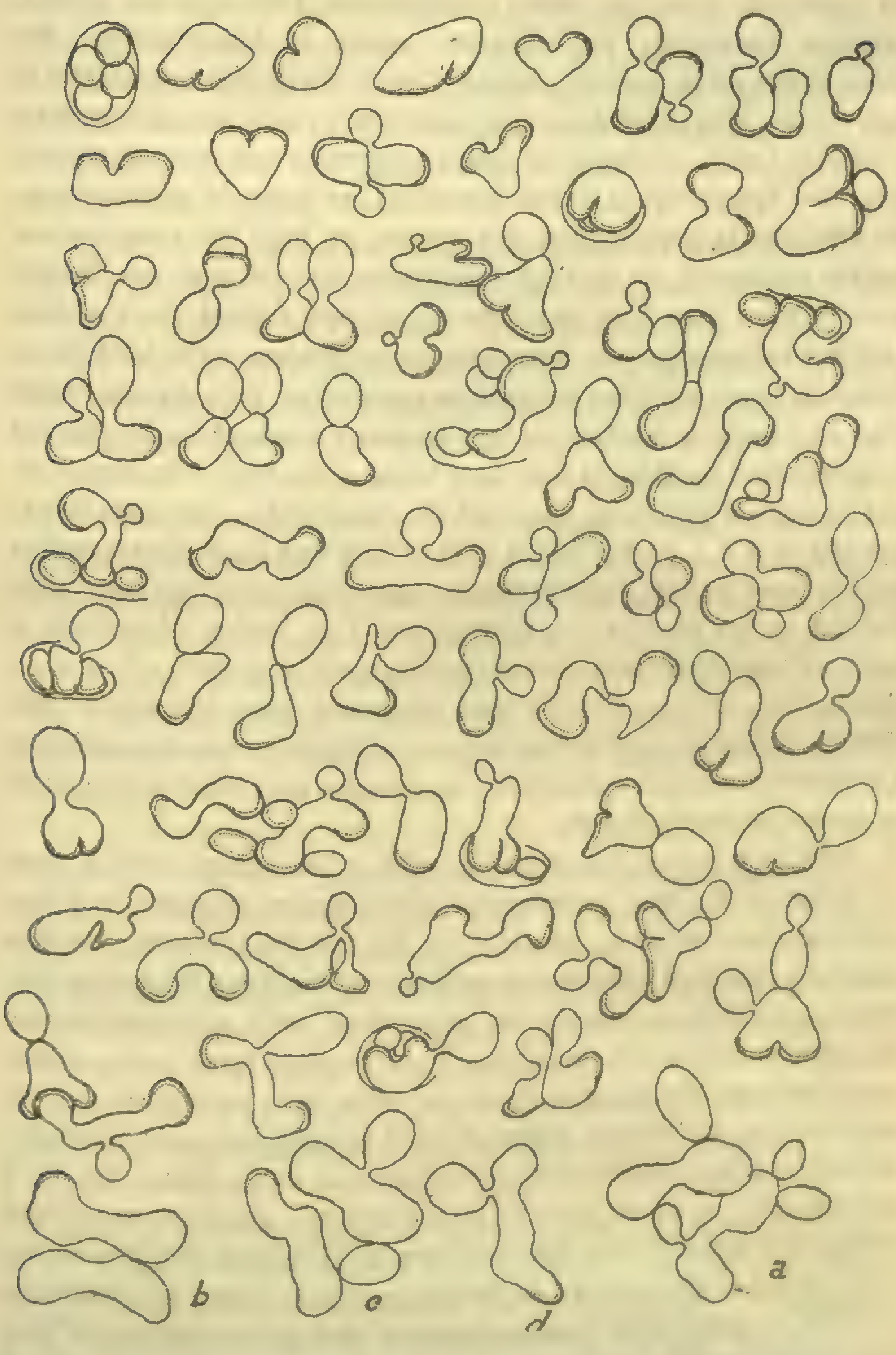


Fig. 6. — *Levure de Johannisberg II.* — Germination des spores (tranche de carotte, après 10 heures) ; gross. environ 1000.

au contraire, dans une note préliminaire (**16**), que les spores, germant isolément, produisaient, avant de bourgeonner, des tubes droits ou recourbés, comme l'avait décrit Hansen. C'était là une erreur, provenant de ce que nous avions pris les figures dérivant de la fusion de spores éloignées (lesquelles sont très fréquentes) pour des spores ayant formé isolément un tube de germination. En étudiant la germination des spores, au bout de cinq ou six heures seulement, on se rend facilement compte que ces figures sont formées d'un long canal de copulation reliant deux spores faciles à reconnaître par leur membrane épaisse. Plus tard, il se forme un bourgeon dans le canal de copulation, puis d'autres naissent sur toute la surface de ces figures : pendant ce temps, les spores se sont gonflées et leur membrane a diminué d'épaisseur, ce qui ne permet plus à ce moment de reconnaître leur individualité (fig. 6, *a*, *b*, *c*, *d*). Parfois, il peut arriver que l'une d'elles, moins gonflée que l'autre, ait conservé une membrane un peu plus épaisse, ce qui produit des figures que l'on risque d'attribuer à tort à un tube de germination dérivé d'une seule spore (fig. 6, *b*, *c*, *d*). Les fusions de spores sont donc beaucoup plus fréquentes que Hansen ne l'avait cru et que nous ne l'avions pensé nous-mêmes. La plupart des figures dessinées par Hansen paraissent provenir de la fusion de deux spores.

Plus de la moitié des spores, en effet, se fusionnent deux à deux au moment de leur germination. Cette fusion s'accomplit à peu près comme dans le *S. Ludwigii* (fig. 6). Les deux spores, une fois gonflées, émettent chacune un petit bec et les deux becs ainsi formés se soudent en un canal de copulation, mais ici il semble que les spores s'unissent beaucoup plus fréquemment entre spores non contiguës (fig. 6), sans doute par suite de la variabilité de leur nombre dans les asques, lequel, n'étant pas toujours pair, les oblige souvent à aller chercher des spores dans un autre asque. La fig. 6 nous montre un grand nombre de ces fusions : plusieurs rappellent celles que nous avions figurées dans la formation des asques des *Sch. Pombe* et *mellacei* (**4**). La fusion opérée, le canal de copulation devient le siège d'un bourgeonnement qui donne naissance aux nouvelles cellules. Assez souvent, les bourgeons, au lieu de se former au milieu du canal de copulation, prennent naissance dans l'une des spores à un point où la membrane offre peu de résistance.

Jamais, sur un très grand nombre de germinations, nous n'avons rencontré de fusions multiples. Hansen, au contraire, avait signalé comme assez fréquente la fusion de trois spores. De même que Hansen, nous avons parfois constaté dans les germinations sur carotte des spores soit isolées, soit fusionnées se transformant directement en asques.

Passons maintenant à l'étude cytologique de ces fusions. Dans les cellules végétatives, le noyau montre une structure différenciée analogue à celle du *S. Ludwigii* ; il est généralement plus gros et possède un nucléole volumineux accolé à la membrane et ayant une forme qui ressemble plus ou moins à un croissant ; la membrane se distingue difficilement (Pl. 2, fig. 1 à 3). La division s'effectue toujours par amitose. Remarquons, en passant, que le noyau se montre toujours très indépendant du cytoplasme dans le bourgeonnement. Il ne se divise guère que lorsque le bourgeon a acquis sa taille maxima. Parfois même, il nous est arrivé d'observer des cellules avec un bourgeon volumineux ayant déjà commencé à bourgeonner lui-même, alors que le noyau n'était encore qu'en voie de division dans la cellule mère du premier bourgeon. On observe dans les vacuoles des corpuscules métachromatiques en abondance.

La fusion nucléaire est plus difficile à démontrer que dans le *S. Ludwigii* : en effet, la plupart des spores germant après la rupture de la membrane de l'asque, il est très difficile de distinguer les stades où les spores viennent de se fusionner des stades ultérieurs où la zygospore a déjà fourni un bourgeon qui s'est détaché. Il est nécessaire, pour éviter toute erreur d'interprétation, de rechercher, sur les tubes de carottes où l'on fait germer les spores, le moment précis où la plupart de ces dernières ont commencé à se fusionner et où pas une d'elles ne s'est encore multipliée. La germination des spores de cette levure est beaucoup plus rapide que celle du *S. Ludwigii* et ce moment varie entre la cinquième et la sixième heure. L'emploi de la méthode indiquée plus haut, pour tuer les cellules végétatives qui accompagnent nécessairement les asques, fournit la preuve qu'aucune cellule n'a été produite par les spores fusionnées, s'il n'existe dans les préparations que des stades de fusion et des cellules végétatives désorganisées. D'ailleurs, même sans avoir recours à ce procédé, on rencontre parfois des *spores fusionnées à l'intérieur de l'asque et renfermant un seul noyau, qui prouvent d'une manière très précise la fusion nucléaire.* (Pl. 2, fig. 56, 61, 74, 81, 82). Cette dernière s'accomplit comme dans le *S. Ludwigii.* Les spores renferment un seul noyau dont la structure est difficile à différencier, étant donné sa petitesse, mais, dès qu'elles ont commencé à gonfler et à émettre leurs petits becs destinés à se fusionner, la structure du noyau devient apparente. La formation des petits becs s'accomplit d'ordinaire sans le concours du noyau; ce n'est que lorsque la fusion est opérée que le noyau de chaque spore s'introduit dans le canal de copulation; on observe alors, dans ce canal, des stades à deux petits noyaux plus ou moins rapprochés et d'autres à un seul noyau plus gros que les précédents (Pl. 2 et Pl. 3). Le noyau de cette levure étant beaucoup plus gros que celui du *S. Ludwigii*, il est facile de suivre les phases de la fusion nucléaire qui sont représentées par des stades à deux noyaux accolés l'un à l'autre et par d'autres à un seul noyau très allongé dont le nucléole présente des formes variables, qui d'ordinaire ressemblent à deux croissants réunis par l'une de leur extrémités ou à un seul croissant très allongé ou encore à un haltère (Pl. 2, fig. 48 à 73). La fusion nucléaire se fait généralement au milieu du canal de copulation, mais souvent aussi dans l'une des spores. La fusion opérée, le premier bourgeon ne tarde pas à apparaître : la division nucléaire ne se produit que quand ce dernier a acquis sa taille maxima ; elle se fait toujours par allongement suivi d'étranglement (Pl. 3, fig. 30 à 36).

Un fait extrêmement curieux est que la formation du premier bourgeon, dérivé du canal de copulation, s'opère dans un grand nombre de cas, avant la fusion nucléaire, si bien que l'on serait parfois tenté de croire que cette dernière n'a pas lieu. Assez souvent, en effet, ce n'est que lorsque le premier bourgeon a commencé à apparaître ou même lorsqu'il a acquis une certaine dimension que les deux noyaux s'accolent et se fusionnent (Pl. 2, fig. 33 à 41).

Cela témoigne d'une grande indépendance entre le noyau et le cytoplasme ; nous avons eu déjà l'occasion, au cours de cet article, d'attirer l'attention sur cette indépendance dans le bourgeonnement des levures. Des faits analogues ont été observés tout récemment par Maire (**17**) dans le bourgeonnement des conidies levures des Basidiomycètes et par Chodat et Crétier (1) (**18**) dans les ramifications de certaines Algues. Il est curieux de rencontrer ici cette indépendance entre le noyau et le cytoplasme jusque dans la conjugaison. La figure 37 de la planche 3 représente deux spores en voie de conjugaison : la cloison séparatrice n'est pas encore résorbée ; l'une d'elles a déjà commencé à bourgeonner.

On observe des anomalies encore plus curieuses : dans quelque cas, la fusion nucléaire paraît ne pas avoir lieu ; les deux noyaux semblent rester séparés. On trouve, en effet, des figures où le bourgeon ayant déjà atteint sa taille maxima ne tardera pas à se séparer de la zygospore et dans lesquels il existe encore au milieu du canal de copulation deux noyaux généralement assez rapprochés, quelquefois accolés l'un à l'autre, mais pouvant être aussi très éloignés : il est peu probable que la fusion s'effectue dans ces cas ; dans d'autres figures, on observe le passage de l'un des deux noyaux dans le bourgeon : le noyau le plus rapproché de ce dernier s'introduit en s'étirant dans le col qui unit le bourgeon à la zygospore, puis pénètre dans le bourgeon, tandis que le second noyau reste dans la zygospore. Les figures de 40 à 50 de la planche 3 représentent ces différents stades. L'interprétation de ces anomalies offre de grandes difficultés. Nous avions d'abord pensé, au début de nos recherches, que ces figures à deux noyaux, avec un bourgeon déjà presque entièrement formé, représentaient des stades où, les noyaux primitifs s'étant fusionnés antérieurement, le noyau copulé s'était déjà divisé dans l'intérieur de la zygospore pour fournir le noyau destiné au bourgeon ; bien plus, les deux noyaux étant souvent accolés et leur membrane séparatrice étant très peu distincte, nous avions pensé un moment que quelques-unes de ces figures pouvaient être considérées comme des stades d'anaphase d'une mitose. Nous avons dû bientôt abandonner cette interprétation ; dans le cas normal, la fusion nucléaire s'effectue, en effet, très tardivement, souvent après l'apparition du rudiment du premier bourgeon : de plus la division nucléaire ne commence que lorsque le bourgeon est déjà entièrement développé et se fait toujours par amitose, aussi bien dans le bourgeonnement des cellules végétatives que dans celui des zygospores. Les trois hypothèses suivantes restent possibles :

---

(1) Dans un memoire récent, Chodat et Crétier taxent d'exagération la théorie d'Haberlandt relative à la fonction membranogène du noyau.

1° Si l'on considère que les deux noyaux, qui sont généralement assez rapprochés l'un de l'autre au moment où l'un d'eux pénètre dans le bourgeon, sont nettement distincts, il faut admettre que dans certains cas la fusion des noyaux n'a pas le temps de s'effectuer, le bourgeonnement étant très rapide : étant donné les théories admises, il semble que l'on ne pourrait interpréter ce phénomène que comme un cas particulier d'apogamie. On doit convenir, d'ailleurs, qu'il n'y aurait pas à s'étonner outre mesure d'un pareil mode d'apogamie : il n'y a pas une différence essentielle entre le cas, que nous venons de signaler, où les deux gamètes mélangeraient leur cytoplasme, mais germeraient sans que la fusion nucléaire ait eu lieu, et le cas très répandu dans certaines Algues et dans certains Champignons (Mesocarpus, Spirogyra, Mucorinées) de deux gamètes qui se réunissent par un canal de copulation, mais qui, la cloison séparatrice des gamètes ne se résorbant pas, n'arrivent pas à accomplir leur fusion et produisent chacun une parthénospore.

Quoi qu'il en soit, ce phénomène mériterait d'attirer particulièrement l'attention, car jamais jusqu'ici il n'en a été signalé de semblable dans aucun organisme.

La levure de Johannisberg (1) montrerait donc une tendance très accusée à l'apogamie, qui se manifesterait non seulement par un grand nombre de spores germant isolément, mais encore par des fusions de spores non accompagnées de fusion nucléaire.

Si l'on ajoute à cela que, très fréquemment, les zygospores commencent à bourgeonner avant que la fusion nucléaire soit achevée, on arrive à cette conclusion que la fécondation semblerait avoir perdu son utilité dans cette levure.

---

(1) Les levures sembleraient donc nous offrir, comme d'ailleurs cela paraît se rencontrer dans beaucoup de Champignons (Saprolégniacées) et Algues (Diatomées (**19**), Cutlériacées (**20**), toute une gamme de phénomènes d'apogamie. En effet, les levures les plus répandues ont perdu toutes traces de sexualité ; quelques espèces seulement présentent des conjugaisons : encore ces dernière ont-elles une tendance à devenir apogames et nous offrent-elles de nombreux exemples d'apogamie. On se souvient que nous avons signalé autrefois (**21**) deux variétés de *Sch. mellacei* : l'une présente des conjugaisons et l'autre est entièrement apogame. De même, dans le *S. Ludwigii*, nous avons fait connaître, à côté de la variété que nous avons étudié dans cet article, une variété toujours apogame ; nous donnons quelques figures de la germination des spores de cette dernière (Fig. 5). La levure de Johannisberg viendrait donc s'ajouter à cette série.

2° Malgré toutes nos tentatives de fixations et de colorations diverses, nous n'avons pu parvenir à observer d'une manière très nette, dans ces figures, la membrane nucléaire et il est impossible dans beaucoup de cas de savoir si les deux noyaux sont bien distincts et si on n'a pas affaire à un seul noyau très allongé qui proviendrait de la copulation des deux noyaux primitifs, mais dont les deux nucléoles n'auraient pas subi la fusion. En effet, les figures, qui nous intéressent, renferment deux noyaux formés chacun d'un nucléole en croissant et d'une vésicule claire de nucléoplasme, logée dans la concavité du nucléole ; les deux noyaux sont souvent très rapprochés l'un de l'autre et on ne distingue pas toujours leur séparation : les deux nucléoles sont opposés et se regardent par leur concavité ; ils sont réunis par une bande de nucléoplasme renfermant plusieurs ou généralement un seul filet chromatique et on n'observe pas distinctement la ligne de démarcation des deux noyaux. On pourrait donc supposer que l'ensemble de ces deux nucléoles réunis par du nucléoplasme représente un seul noyau allongé avec deux nucléoles. Les figures, où l'un des noyaux paraît s'introduire dans le bourgeon, pourraient être considérées comme des stades d'une division indirecte de cet unique noyau ; les deux noyaux fils provenant de cette amitose renfermeraient chacun l'un des deux nucléoles du noyau primitif sans que ceux-ci aient eu besoin de se diviser. Mais on peut objecter à cette manière de voir que, dans un assez grand nombre de cas, les deux nucléoles sont beaucoup trop éloignés l'un de l'autre pour être réunis dans un même noyau, et que parfois les deux noyaux paraissent être très nettement individualisés.

3° On sait que dans la fécondation les noyaux des deux gamètes ne se fusionnent pas toujours immédiatement (**22**) : dans beaucoup de cas, ils s'appliquent seulement l'un contre l'autre et ils ne se confondent en un seul noyau que pendant la première mitose. Bien plus, chez certains animaux, les Copépodes, par exemple, non seulement les noyaux sexuels conservent leur individualité, mais ils se divisent, pendant les premiers stades de la segmentation, simultanément sans se confondre, et ce n'est qu'après un certain nombre de mitoses, qu'ils finissent par se confondre en un seul noyau. Etant donné ce qui précède, on pourrait supposer que, dans la levure de Johannisberg, il y a, dans la plupart des cas, fusion totale des noyaux au moment de la fusion des gamètes, et que, dans quelques cas, ceux dont nous nous occupons, les deux noyaux ne font que s'accoler : en effet, nous avons parfois rencontré des figures où les deux noyaux paraissaient se diviser simultanément dans le col du bourgeon, mais ces figures, par suite de leur rareté, peuvent être aussi attribuées à des mauvaises fixations ; d'un autre côté, dans la plupart des cas, un seul des noyaux pénètre dans le bourgeon comme nous l'avons montré précédemment, ce qui ne permet guère d'adopter cette dernière hypothèse. De ces trois interprétations, la première et de beaucoup la plus vraisemblable ; néanmoins nous n'essayerons pas de donner la préférence à l'une d'elles, la technique ne nous ayant pas permis d'obtenir de données suffisamment précises.

VII. — SACCHAROMYCES SATURNUS

Cette levure découverte tout récemment par Klöcker (**6**) présente de grandes analogies avec le *S. anomalus* par ses caractères physiologiques et par la forme spéciale de ses spores : ces dernières sont, en effet, ceintes extérieurement d'un anneau médian saillant qui leur donne un peu l'aspect de la planète Saturne, d'où le nom de Saturnus donné à cette espèce. On sait que les spores du *S. anomalus* ont aussi une forme particulière, celle d'un chapeau avec un filet saillant partant de la base. La germination des spores de *S. Saturnus* a été décrite par Klöcker (**6**), elle s'effectue, d'après lui, de la manière suivante : les spores se gonflent et leur anneau disparaît, puis elles bourgeonnent à la façon de cellules végétatives ; Klöcker rapproche ce mode de germination de celui qu'ont observé Hansen (**1**) et Barker (**23**) dans *S. anomalus*. Il signale quelques cas de fusion entre les spores. Nous avons suivi la germination des spores de cette levure ; les spores se gonflent, leur anneau disparaît peu à peu, puis elles commencent leur développement (fig. 7). Les cas de fusion sont un peu moins fréquents que dans la levure de Johannisberg ; il n'y a guère qu'un peu moins de la moitié des spores qui se fusionne ; dans ce cas, la fusion s'effectue exactement comme dans les levures précédentes, mais elle s'opère rarement entre des spores contiguës.

Les spores qui germent isolément bourgeonnent directement à la façon des cellules ordinaires; nous avions pris ici encore des figures résultant de fusions pour des tubes germinatifs dérivés de spores uniques et nous avions décrit, dans notre note préliminaire (**17**), un mode particulier de germination des spores : nous avions montré que les spores, qui germaient sans fusion préalable, produisaient avant de bourgeonner des tubes de germination et nous avions rapproché ce mode de germination de celui de la levure de Johannisberg (fig. 7, *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g*, *k*) ; nous avons fait remarquer, à propos de cette dernière levure, que cette interprétation était inexacte et il ne sera pas nécessaire d'y revenir ici.

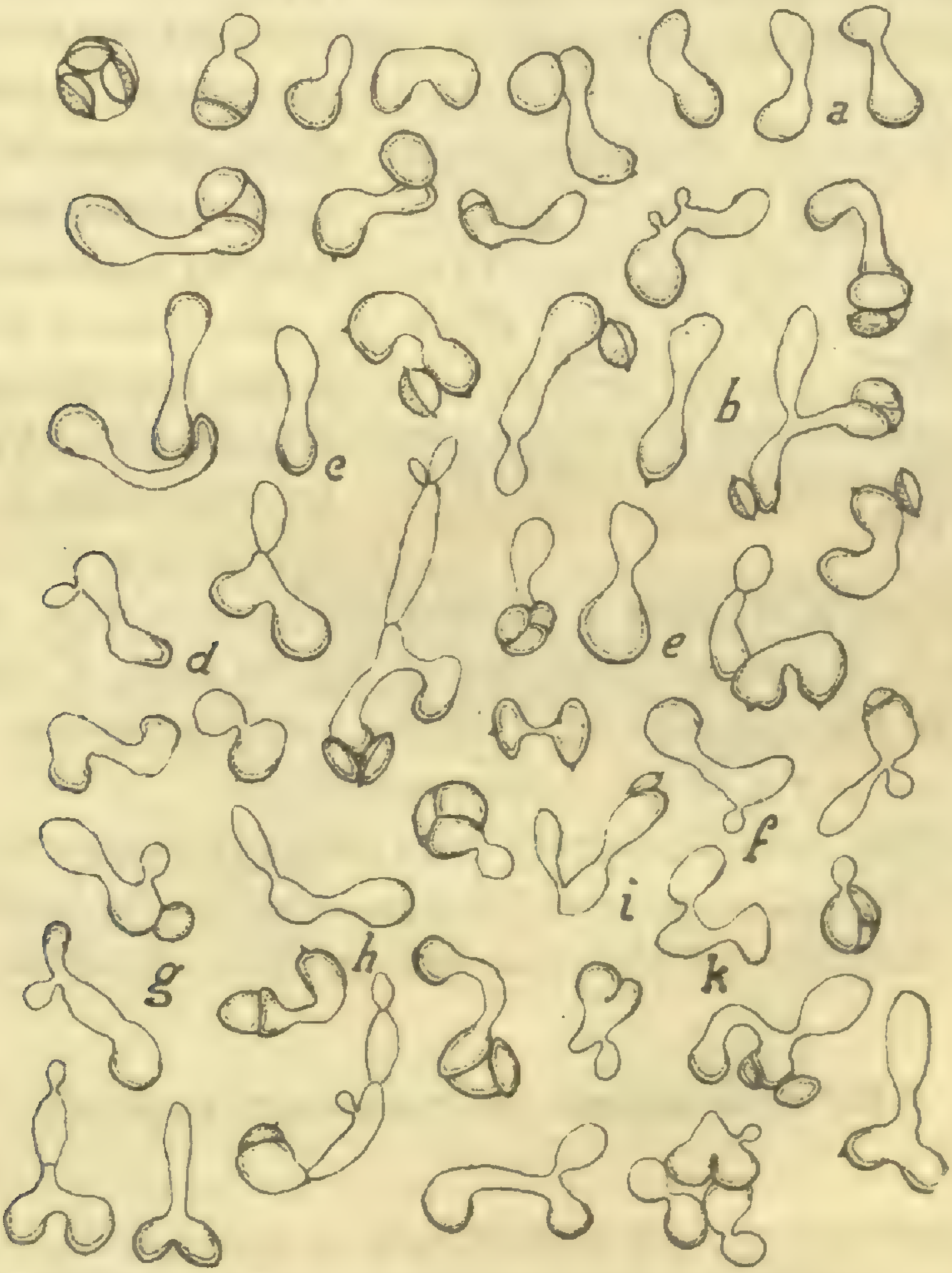


Fig. 7. — *Saccharomyces Saturnus.* — Germination des spores (tranche de carotte, après 10 heures) ; gross. environ 1000.

Les cellules du *S. Saturnus* possèdent un très gros noyau avec une structure très différenciée (Pl. 3, fig. 61 et 62). La division du noyau se fait quelquefois par étranglement (Pl. 3, fig. 64 bis) : cependant, elle paraît s'accomplir le plus souvent par karyokinèse; on rencontre souvent, en effet, des figures d'anaphase avec deux petits pôles chromatiques reliés par un fuseau au milieu duquel se trouve le nucléole (Pl. 3, fig. 63, 64 et 74); ces figures rappellent tout à fait les karyokinèses que nous (**11**) avons signalées dans les Pezizes : elles méritent d'attirer spécialement notre attention, car c'est la première fois qu'on observe d'une manière précise des mitoses dans les levures.

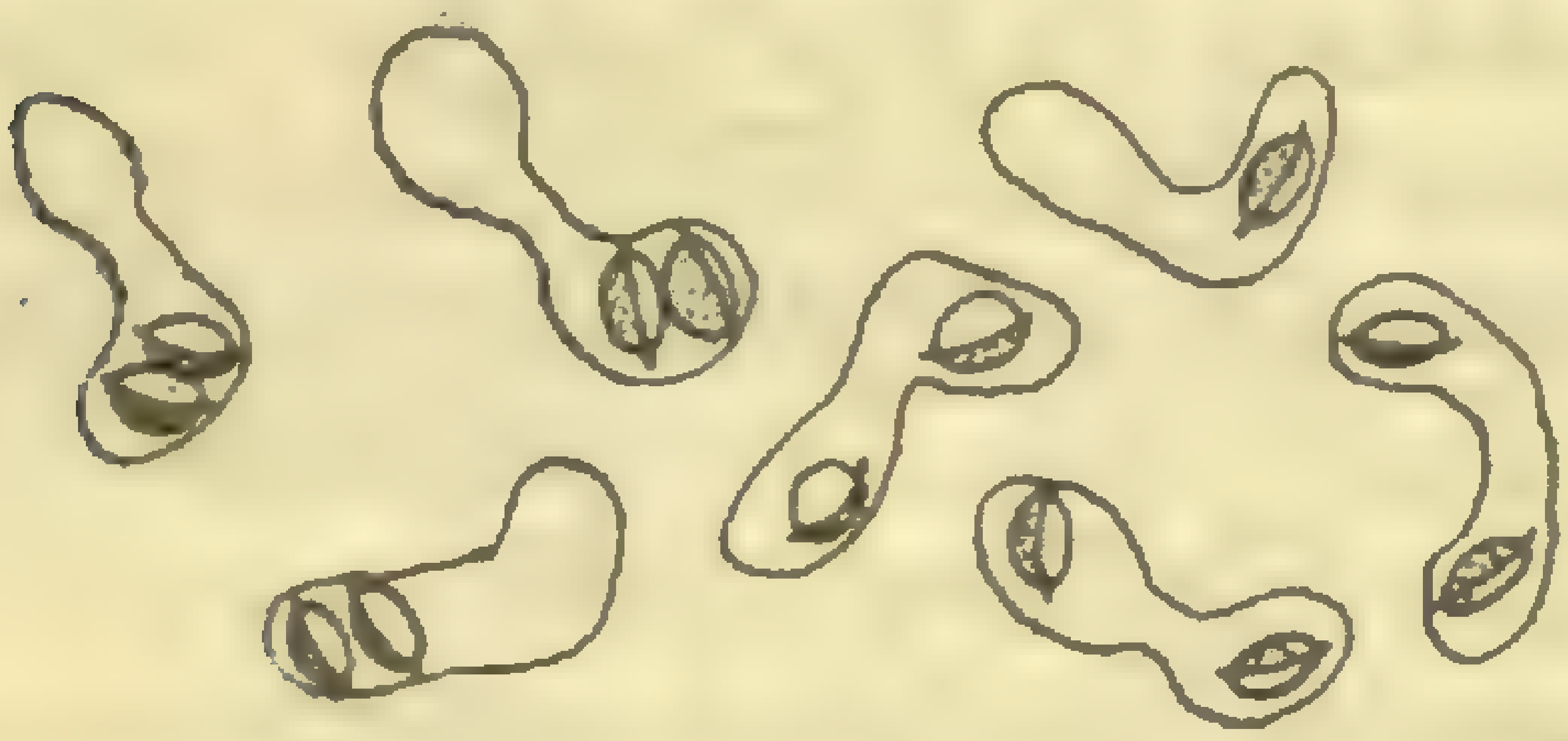


Fig. 8. — Spores copulées, transformées directement en asque (tranche de carotte) ; gross. environ 1000.

On observe pendant la fusion des spores, comme dans les levures précédentes, des stades à deux petits noyaux dans le canal de copulation et d'autres à un seul noyau plus gros, qui nous prouvent la fusion nucléaire (Pl. 3, fig. 65 à 74). La fusion des noyaux se fait toujours ici avant le bourgeonnement et on ne constate pas de cas où elle ne se produise pas.

Signalons, enfin, l'existence assez fréquente de spores transformées directement en asques, que nous avons eu l'occasion de rencontrer dans des germinations sur tranches de carotte (fig. 8).

VIII. Conjugaisons des Schizosaccharomycètes

Les observations, que nous venons de faire sur la conjugaison des levures précédentes, nous ont donné sur la structure du noyau et sur fusion nucléaire, grâce à l'emploi d'une technique plus perfectionnée, des notions plus précises que celles que nous avions obtenues dans nos recherches antérieures sur les conjugaisons des Schizosaccharomycètes : nous avons donc été amené à reprendre l'étude de ces dernières; il ne sera d'ailleurs pas inutile d'établir des comparaisons entre ces deux sortes de conjugaisons qui s'effectuent par le même procédé, mais à des stades différents. Nous reprendrons, pour la même occasion, les observations de

Barker sur le *Zygosacchromyces*, lesquelles n'ont été confirmées encore par personne.

Dans le *Schizaccharomyces octosporus*, nous avons suivi de nouveau la formation des asques en cultures sur cellules Van Tieghem. Nous n'aurons pas grand'chose à ajouter à ce que nous avions déjà dit sur la question. Si l'on place quelques spores sur du jus de raisin gélatiné dans une cellule Van Tieghem, on les voit se gonfler, puis, au bout de quelques heures, se cloisonner en plusieurs cellules. Il se produit ainsi une active multiplication qui dure deux jours. Vers le troisième jour, la multiplication se ralentit et la conjugaison commence.

Comme nous l'avions fait remarquer, les deux cellules qui se fusionnent pour former un asque sont très souvent issues d'une même génération ; mais nos récentes observations, ayant porté sur un très grand nombre de cellules, nous ont montré cependant que nous avions été peut-être porté à exagérer la généralité de ce caractère : souvent, en effet, ce sont des cellules contiguës d'une longue file de cellules ou d'un amas muriforme de cellules qui s'unissent et il est impossible d'en définir la parenté exacte ; dans quelques cas, nous avons constaté que deux cellules voisines et isolées s'unissaient et paraissaient provenir d'un même bipartition alors qu'elles étaient détachées de colonies différentes et se trouvaient accidentellement acollées l'une à l'autre. Enfin, comme nous l'avions fait ressortir, dans les cellules manifestant une tendance à devenir

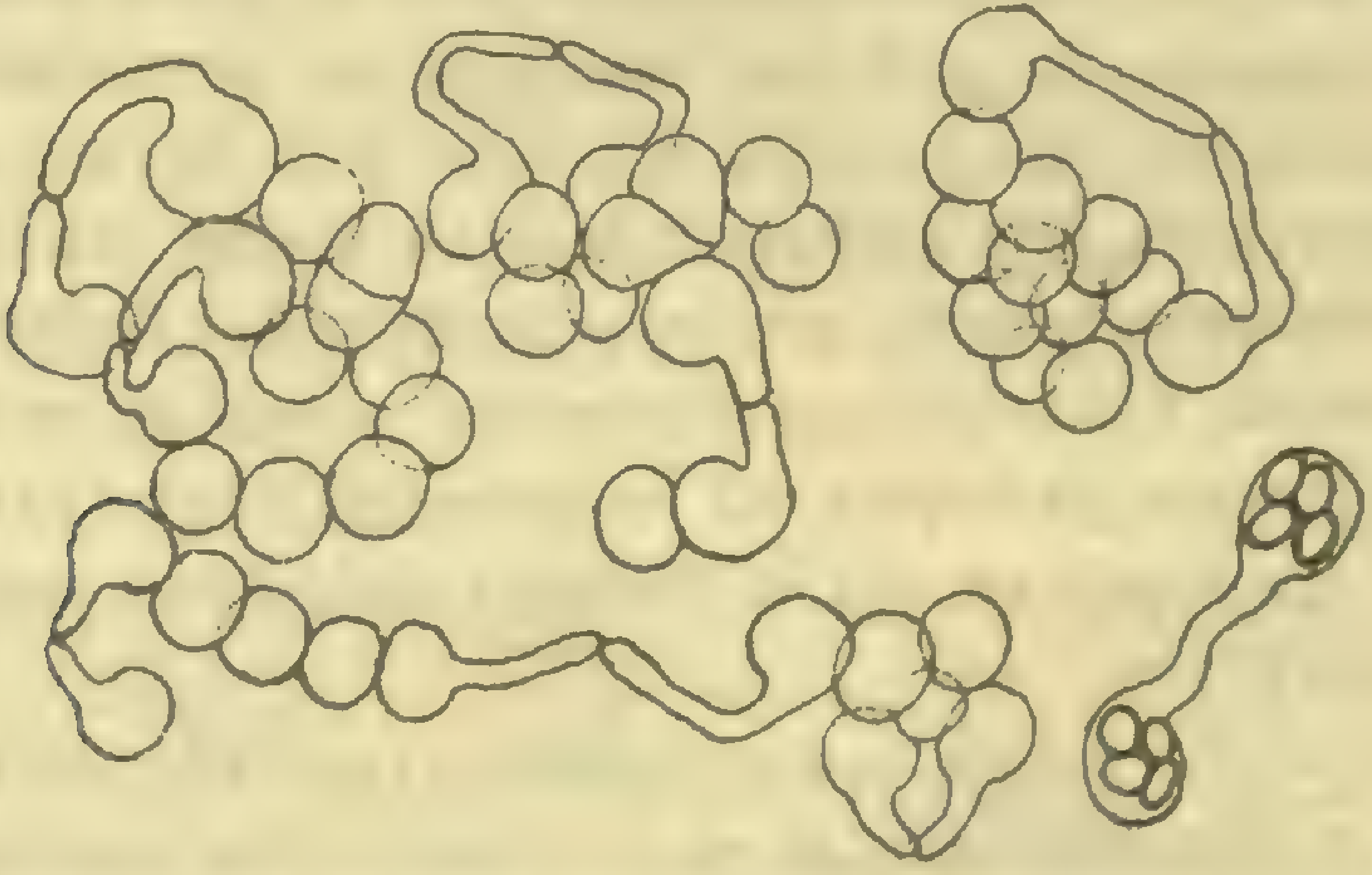


Fig. 9. — *Schizosaccharomyces octosporus.* — Conjugaisons dans une race tendant à devenir asporogène (Jus de raisin à 8 °/₀ de gélatine) ; gross. environ 1000.

asporogènes, les cellules sporogènes se trouvant souvent entourées de cellules asporogènes sont obligées de s'unir à d'autres cellules sporogènes qui sont plus ou moins éloignées d'elles et souvent de parenté éloignée (Fig. 9). Pour cela, elles doivent émettre de très longues protubérances qui souvent ne parviennent pas à s'unir et finissent par se cloisonner pour former des cellules végétatives ; quand elles se fusionnent, elles donnent naissance à des asques formés de deux renflements unis par un long canal de copulation (Fig. 9) ; on pourra donc souvent reconnaître à la forme des asques si la conjuguaison s'est produite entre des cellules contiguës ou entre des cellules éloignées. Dans le premier cas, la fusion aboutit généralement à des asques à formes ovales, alors que, dans le second, elle donne naissance à des asques qui conservent des traces de l'individualité de deux gamètes ; cependant la longueur du canal de copulation, quand il ne dépasse pas une certaine mesure, n'indique pas nécessairement que les deux gamètes, qui se sont fusionnés, ne sont pas frères ou ne proviennent pas de cellules contiguës, car, de même que dans le *S. Ludwigii*, la fusion des protubérances peut s'effectuer plus ou moins rapidement ; il peut se faire, par exemple, que les protubérances émises par deux cellules sœurs s'allongent parallèlement avant de se fusionner. Cela explique que les asques ont toujours des formes extrêmement variables. Quoi qu'il en soit la fusion s'établit très souvent entre des gamètes frères.

Sur tranche de carotte le développement ne s'effectue pas comme dans le jus de raisin gélatiné et il aboutit plus rapidement à la sporulation ; si l'on ensemence sur ce milieu des spores et si l'on observe leur développement, en prélevant heure par heure une petite portion de la levure que l'on examine au microscope, on observe des phénomènes très curieux : la carotte étant un milieu défavorable au développement végétatif de la levure, les spores subissent un petit nombre de cloisonnements, pas plus de deux ou trois, puis les cellules nées de ce cloisonnement se fusionnent aussitôt pour former des asques ; douze heures après l'ensemencement presque toutes les cellules sont en voie de fusion et quelques-unes d'entre elles ont déjà formé des spores ; au bout de vingt-quatre heures toutes les cellules sont transformées en asques. Quelquefois même les spores, après s'être gonflées, se fusionnent, sans avoir subi aucune division, avec des cellules provenant du cloisonnement d'une spore voisine ou même avec d'autres spores du même asque ou d'asques différents, pour donner naissance à de nouveaux asques. C'est ainsi que l'on rencontre des spores qui se fusionnent dans l'intérieur même de la membrane de l'asque qui ne s'est pas encore résorbée (fig. 10). On peut donc rencontrer, par suite d'un raccourcissement du développement, des fusions de spores analogues à celles que l'on constate normalement dans le S. *Ludwigii*, mais, tandis que dans ce dernier, elles aboutissent à la formation de cellules végétatives, dans le *Sch. octosporus*, elles produisent de nouveaux asques. Hansen (**5**) (1902), avait déjà signalé un fait analogue dans la levure de Johannisberg : il avait montré récemment que les spores de cette levure, placées pendant quelques heures dans un liquide très nutritif, puis transportées sur bloc de plâtre, se transforment directement en asque sans multiplication préalable. A peu près à la même époque et indépendamment de lui, nous (**2**) avions observé le même phénomène dans le

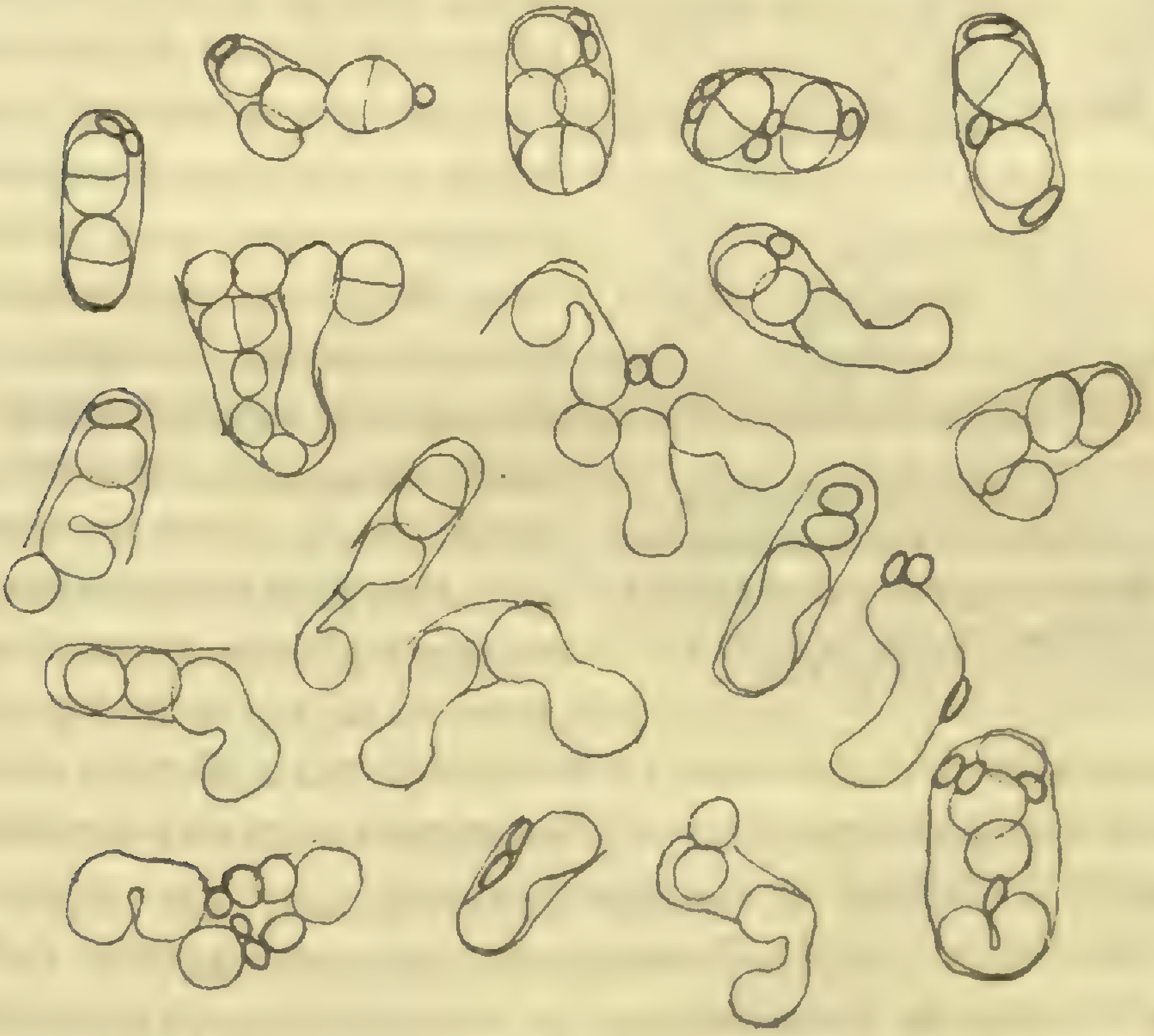


Fig. 10. — *Schizosaccharomyces octosporus.* — Tranche de carotte ; spores se transformant directement en asques.

S. Ludwigii : nous avions montré que les spores germant sur tranche de carotte peuvent parfois, après s'être fusionnées, produire directement des spores; dans ce cas, l'asque est formé de deux cellules réunies par un canal de copulation et ressemble à un asque de Schizosaccharomycète (fig. 11). Par un raccourcissement du développement, on obtient donc dans le *S. Ludwigii*, une formation d'asque précédée d'une conjugaison. Nous avons signalé précédemment le même phénomène, dans la levure de Johannisberg et dans le *S. Saturnus.*

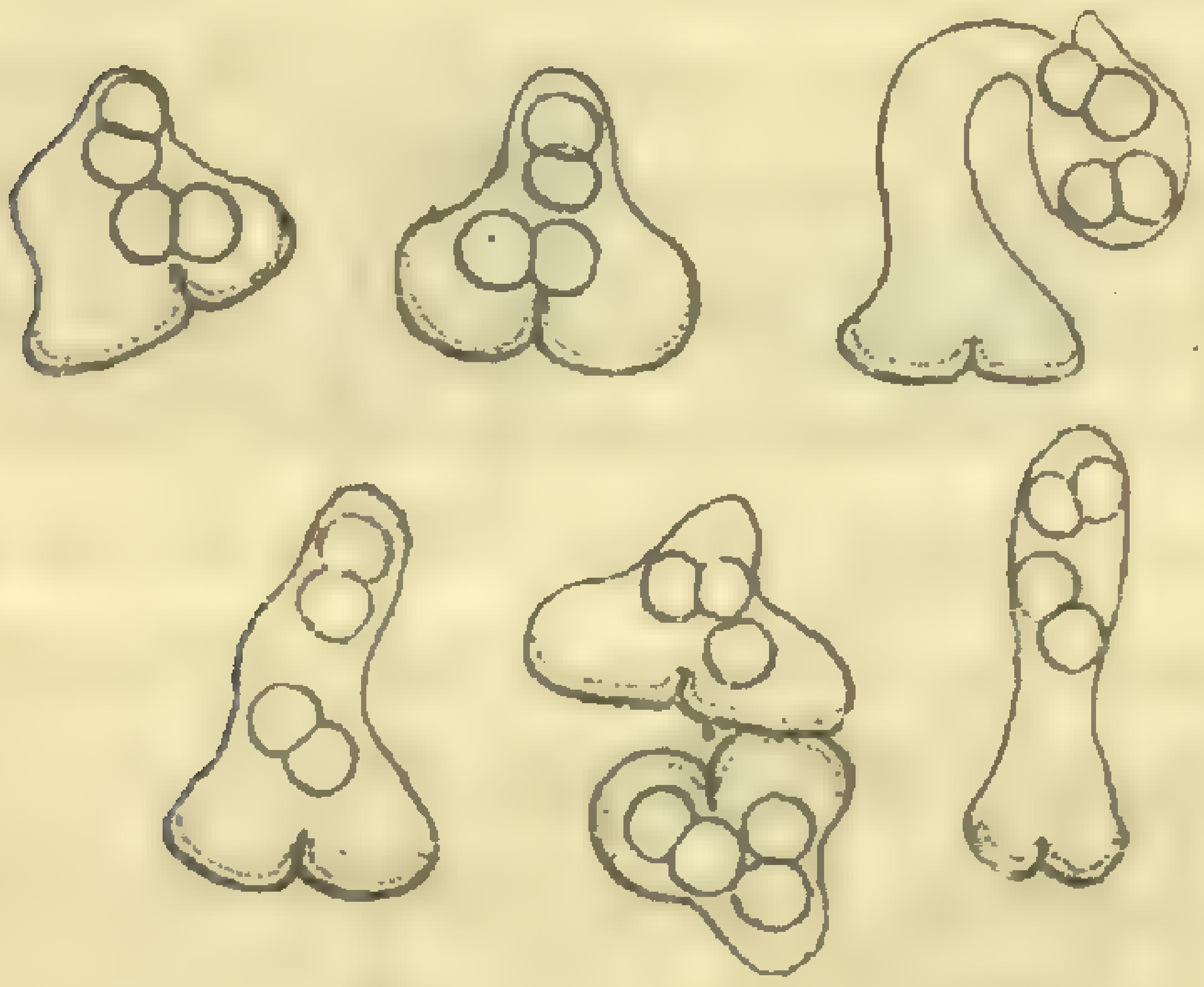


Fig. 11. — *Saccharomyces Ludwigii.*— Germination des spores sur tranche de carotte ; spores se transformant directement en asques après leurs fusions. Gross. environ 1000.

Nous avons obtenu de très belles colorations nucléaires à l'aide de fixations au picroformol. Nous (**4**) avions figuré autrefois le noyau du *Sch. octosporus* avec un nucléole entouré d'une zone claire ; dans nos nouvelles préparations, le noyau montre une structure plus différenciée : nucléohyaloplasme entouré d'une membrane, nucléole et quelques fins granules de chromatine. La division paraît s'effectuer dans les cellules végétatives par amitose (allongement suivi d étranglement).

Les phénomènes de fusions nucléaires sont très analogues à ceux que nous avons décrit dans les fusions de spores du *S. Ludwigii* et de la levure de Johannisberg : le noyau se montre indépendant du cytoplasme et ne pénètre ordinairement dans le canal de copulation que lorsque la cloison séparatrice des deux cellules est résorbée. La fusion nucléaire se manifeste par des stades à deux noyaux très rapprochés l'un de l'autre dans le canal de copulation et par des stades à un seul noyau, le plus souvent au milieu du canal de copulation, parfois dans l'un des gamètes. (Pl. 4, fig. 1 à 22). Dans les stades à un seul noyau, ce dernier présente souvent une forme allongée indiquant que la fusion n'est pas achevée. (Pl. 4, fig. 15).

Les spores naissent ordinairement à un endroit quelconque de l'œuf ; dans le cas où les deux gamètes conservent leur individualité, elles se forment souvent par groupe de quatre dans les deux renflements. Il nous est impossible de savoir par quel mode s'effectuent les divisions nucléaires qui précèdent la formation des spores (Pl. 4, fig. 22 à 25) ; cependant elles ne paraissent pas se faire par amitose ; on rencontre même certaines figures qui ressemblent un peu à des karyokinèses (Pl. 4, fig. 23).

On sait que le *Schizosacharomyces Pombe* et le *Schizosaccharomyces mellacei* sont des espèces très voisines du *Sch. octosporus*, dont la conjugaison et la formation des asques présentent les mêmes caractères.

Dans ces deux espèces, les spores germant sur tranche de carotte se développent normalement, mais, comme chez le *Sch. octosporus*, elles ne fournissent qu'un très petit nombre de cellules végétatives qui ne tardent pas à se conjuguer : au bout de 24 heures toutes les cellules sporogènes sont transformées en asques. Jamais, cependant, nous n'avons constaté de fusions s'opérant entre les spores. Il serait possible, toutefois, qu'il s'en produisît comme dans le *Sch. octosporus*, ce qui expliquerait les résultats de Lepeschkin : cet auteur aurait pu les observer, sans s'apercevoir qu'elles aboutissaient directement (7) à la formation d'un nouvel asque. Cependant parmi les quelques dessins, d'ailleurs assez peu significatifs, qu'il donne de ces fusions, dans deux ou trois figures, il représente un tube de germination au milieu de ce qu'il considère comme deux spores fusionnées, ce qui indique formellement qu'il s'est trompé dans son interprétation, ainsi que nous l'avons indiqué au début de cet article.

Les *Sch. Pombe* et *mellacei* renferment aussi un noyau avec une structure différenciée où l'on distingue nucléohyaloplasme et nucléole : la chromatine est très abondante et se présente sous forme d'un réseau assez net. La fusion nucléaire s'accomplit de la même façon que dans le *Sch. octosporus*, comme l'indique les figures 26 à 38 de la Pl. 4. On observe un certain nombre de figures à un seul noyau allongé dans le canal de copulation ; il est difficile de savoir si l'allongement de ce noyau est dû à la fusion nucléaire ou à la première division du noyau copulé.

IX. — Conjugaison du Zygosaccharomyces

Le *Zygosaccharomyces* offre une conjugaison absolument identique à celle des *Sch. Pombe* et *mellacei*. Mais, dans le *Zygosaccharomyces*, il n'est pas possible de définir la parenté des gamètes, la multiplication de cette levure s'effectuant par bourgeonnement. Les phénomènes cytologiques présentent aussi les mêmes caractères, mais les colorations sont beaucoup plus difficiles que dans les Schizosaccharomycètes, ce qui explique que Barker ait hésité à se prononcer définitivement sur la fusion nucléaire. Les deux gamètes montrent chacun un noyau à structure différenciée : les deux noyaux se fusionnent toujours dans l'un des gamètes et jamais dans le canal de copulation, par suite de l'extrême minceur de ce dernier (Pl. 4, fig. 39 à 43). Les figures que nous donnons correspondent à celles que représentent Barker dans son mémoire (On the spore formation among the Saccharomyces (**13**). Journal of the Federated Institutes of Brewing, p. 57, Plate IV), où il semble bien avoir figuré le noyau. Dans les dessins qu'il a publié dans son premier mémoire (A conjugating Yeast. (**23**) Philosophical transaction of the Royal Society of London (fig. 10, 3 et 22), ce qu'il représente comme un noyau paraît plutôt correspondre au cytoplasme, qui, très dense et très colorable, s'accumule dans le canal de copulation et autour du noyau. Les gamètes renferment, outre le noyau, un grand nombre de corpuscules métachromatiques, qui restent localisés dans les deux renflements, une fois la fusion opérée, et qui, plus tard, sont absorbés par les spores.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

La fusion nucléaire, ayant été constatée de la manière la plus précise, dans la fusion des spores de *S. Ludwigii* et de la levure de Johannisberg, ne peut faire aucun doute et l'on est forcé de considérer ces phénomènes de fusion comme des conjugaisons isogamiques, au même titre que celles que l'on observe dans les

Schizosaccharomycètes et dans le *Zygosaccharomyces*, au moment de la formation des asques. On doit donc admettre que certaines levures (les Schizosaccharomycètes et le *Zygosaccharomyces*) présentent des conjugaisons isogamiques avant la formation des asques, ce qui concorde avec ce que l'on sait de la reproduction sexuelle des Ascomycètes auxquels on doit rattacher les levures ; tandis que dans d'autres espèces, cette conjugaison se trouve reportée à un autre stade du développement, au moment de la germination des spores : c'est le cas du *S. Ludwigii*, de la levure de Johannisberg et du *S. Saturnus*, que nous venons d'étudier. Il y a pour ces deux groupes de levures un développement très différent ; dans les Schizosaccharomycètes et le *Zygosaccharomyces*, le tronçon sexué est prédominant dans le développement, et le tronçon asexué très réduit, tandis que, dans le *S. Ludwigii*, la levure de Johannisberg et le *S. Saturnus* on constate le contraire.

La conjugaison s'opère d'ailleurs dans les deux cas d'une manière absolument identique. Cette variation dans le cycle évolutif d'espèces appartenant à une même famille et à des genres considérés comme très voisins constitue évidemment un fait inattendu et anormal au point de vue biologique ; les phénomènes de fécondation s'opèrent d'ordinaire pour un groupe à un même stade du développement. Jusqu'ici, on ne connaît que deux cas qui fassent exception à cette règle et qui puissent, dans une certaine mesure, être comparés à ce que nous venons d'observer dans les levures. Dans les végétaux, le cas des Muscinées et des Cryptogames vasculaires et dans les animaux celui des Coccidies et des Grégarines. Les Muscinées et les Cryptogames vasculaires présentent, en effet, une évolution inverse bien que représentée par des stades homologues, mais ce sont là deux groupes de plantes très différents qui constituent deux embranchements.

Le cas des Coccidies et des Grégarines est beaucoup plus rapproché de celui des levures, car ces deux groupes de Sporozoaires sont extrêmement voisins et l'on éprouve beaucoup de difficultés à les séparer. Les divers stades de leur cycle évolutif sont facilement homologuables. Dans les Coccidies, certaines cellules donnent naissance à un grand nombre de microgamètes pendant que d'autres se transforment en un seul macrogamète. La fécondation effectuée entre un microgamète et un macrogamète, l'œuf s'enkyste (ookyste) et produit des spores (sporoblates) qui se transforment en sporocystes par la formation à l'intérieur de chacune d'elles de nouvelles spores (sporozoites). Dans les Grégarines, on constate un enkystement de deux individus adultes ; ceux-ci forment des sporoblastes et ce sont ces derniers qui jouent le rôle de gamètes et qui se fusionnent entre eux pour donner des sporocystes. La conjugaison ne se fait donc pas au même stade dans ces deux groupes; dans les Coccidies, elle s'opère avant la formation des sporoblastes, alors qu'elles s'effectuent dans les Grégarines entre les sporoblastes.

Une autre question se pose ici : les fusions cellulaires accompagnées de fusions nucléaires que nous avons constatées dans les levures peuvent-elles véritablement être considérées comme des conjugaisons ? répondent-elles à la définition de la conjugaison ? On entend généralement par conjugaison la fusion de deux gamètes cytoplasme à cytoplasme, noyau à noyau : l'on distingue le cas de la conjugaison isogamique du cas des anastomoses fréquentes chez les Champignons et des unions plasmodiales de certains Protozoaires uniquement par lefait que, dans la conjugaison, il y a fusion nucléaire, tandis que, dans les autres cas, il n'y a que fusion cellulaire. Jusqu'ici on ne connaît aucun exemple de fusion cellulaire accompagnée de fusion nucléaire qui n'ait pas été considéré comme une conjugaison.

Van Tieghem (**24**) cependant, dans son Traité de Botanique, donne la définition suivante de la conjugaison : « C'est la combinaison de deux gamètes, protoplasme à protoplasme, noyau à noyau. Le produit de cette combinaison est une cellule nouvelle qu'on appelle un œuf. Qu'il y ait réellement dans l'œuf combinaison et non simple mélange des gamètes, c'est ce que démontre suffisamment la contraction progressive qui s'opère toujours pendant la fusion d'où résulte que le volume de l'œuf est toujours moindre que la somme de ses composants ». On admet généralement aussi, depuis les expériences de Maupas sur les Infusoires, que ce sont des gamètes provenant de générations très éloignées qui s'unissent et qui apportent par conséquent des caractères héréditaires dissemblables.

Les conjugaisons des spores des levures aussi bien que celles qui aboutissent à la formation de l'asque chez le *Zygosaccharomyces* et les Schizosaccharomycètes ne répondent donc pas entièrement à cette définition : en effet, la fusion n'est pas totale et les gamètes restent individualisés ; l'œuf provenant de ces conjugaisons n'est donc pas de volume inférieur à celui de la somme des volumes de ses composants ; de plus, dans la plupart des cas, les deux gamètes qui s'unissent proviennent d'une même génération ou de générations très rapprochées. Mais en réalité un grand nombre de recherches récentes sur la conjugaison des Protistes nous ont montré que le seul caractère essentiel de la conjugaison est la fusion nucléaire et il semble que tous les autres n'aient qu'une importance très relative.

La conjugaison du *Zygosaccharomyces* et des Schizosaccharomycètes peut, en effet, être comparée aux échanges karyogamiques des Infusoires. Dans ces organismes, la conjugaison consiste en l'accolement de deux cellules épuisées qui se fusionnent par un petit canal : leurs noyaux échangent une partie de leur substance, après quoi les deux cellules se séparent et se multiplient chacune isolément. Dans le *Zygosaccharomyces* et les Schizosaccharomycètes, on constate l'accolement de deux cellules par un canal de copulation et une fusion nucléaire au milieu de ce canal ; puis le noyau résultant de cette fusion se divise immédiatement en deux noyaux fils qui émigrent chacun dans l'une des deux cellules, lesquelles ont conservé leur individualité, et qui y subissent ordinairement une deuxième division pour former quatre spores, deux dans chaque cellule. Les gamètes paraissent conserver leur indépendance et la seule différence essentielle, qui existe entre cette conjugaison et les échanges karyogamiques des Infusoires, consiste en ce que les deux gamètes restent réunis après la fusion nucléaire par le canal de copulation. Dans le *Sch. octosporus*, les choses se passent autrement : il existe une tendance manifeste à la production d'un véritable œuf, puisque souvent les deux gamètes présentent une fusion totale et que la formation des spores s'effectue généralement à un endroit quelconque de l'œuf, mais dans ce cas l'œuf a toujours un volume égal à celui de ses composants.

Quant aux fusions des spores des *S. Ludwigii* et *Saturnus* et de la levure de Johannisberg, elles se produisent de la même façon que les conjugaisons du *Zygosaccharomyces*, mais ici on peut considérer comme un véritable œuf la masse protoplasmique uninucléée qui est rassemblée dans le canal de copulation : elle contient le cytoplasme et le noyau de la cellule nouvelle et elle est le siège de la multiplication, les deux spores restant ordinairement inactives.

Pour ce qui concerne la parenté des gamètes, on a vu que, dans les Schizosaccharomycètes, les gamètes sont très souvent issus d'une même génération ou de générations très rapprochées, sauf quand les cellules manifestent une tendance à devenir asporogènes; entremêlées de cellules asporogènes, elles sont alors obligées de chercher plus ou moins loin un autre gamète pour se fusionner avec lui. Il en est de même pour le *S. Ludwigii* : ce sont les spores contiguës et sœurs qui se copulent, sauf dans les germinations de spores âgées où, un certain nombre d'entre elles étant mortes, la fusion ne peut se produire souvent qu'entre des gamètes de parenté éloignée. Enfin, dans la levure de Johannisberg et dans le *S. Saturnus*, la conjugaison s'effectue très fréquemment entre des gamètes de parenté éloignée, probablement par suite du nombre variable des spores contenues dans un asque, lequel n'étant pas toujours un nombre pair, rend souvent cette conjugaison impossible entre les spores d'un même asque.

On voit donc, qu'en définitive, un gamète s'unit toujours au gamète le plus voisin et que la conjugaison paraît suivre la *loi du moindre effort*. Au moment où nous avons publié nos premiers résultats sur cette question, la conjugaison de l'*Actinosphoerium*, étudiée par R. Hertwig (**25**) était un des seuls exemples de conjugaison s'effectuant régulièrement entre éléments d'une même génération. Depuis, de nombreuses recherches, faites dans cet ordre d'idées, en ont multiplié les exemples. Schaudinn (**26**) a observé des phénomènes analogues dans certaines Bactéries (*Bacillus Bütschlii et Bacillus* *Sporonema*) et Lőwenthal (**27**) dans le *Basidiobolus lacertæ*. Les (**28**) travaux relatifs aux cycles évolutifs des Protozoaires ont mis en évidence également des phénomènes de cet ordre que les auteurs allemands ont désigné sous le nom *d'autogamie*, et entre autres Schaudinn dans *l'Entamoeba coli*, le *Bodo lacertæ* et le *Trichomastix lacertæ*. Certains ookinètes à caractère femelle des Hématozoaires étudiés par Schaudinn peuvent après leur transformation en Trypanosomes présenter des phénomènes analogues. Peut être même ces conjugaisons entre éléments frères ou très proches parents sont-elles beaucoup plus répandues qu'on ne le croit chez les microorganismes. Dans beaucoup d'Algues, les œufs peuvent provenir de la fusion de gamètes contigus (*Spirogyra*, etc.) : il est difficile de savoir quelle parenté les relie, mais il ne serait pas impossible qu'ils provinssent d'une même génération.

Quelques auteurs (**28**) ont rapproché ces phénomènes d'autogamie de certains cas bien connus de parthénogénèse chez les métazoaires, par exemple, celui de l'*Artemia salina* (**23**), étudié par Brauer, où le second globule polaire se fusionne, peu de temps après sa formation, avec l'œuf et joue le rôle de pronucleus mâle. Remarquons que dans les levures, les gamètes ne sont pas nécessairement frères, ni proches parents ; ils proviennent dans beaucoup de cas de générations très éloignées, ce qui ne semble pas permettre de rapprocher leur conjugaison de ces cas de parthénogénèses et qui leur donne bien le caractère d'une fécondation. Il est possible néanmoins que ces cas de sexualité rudimentaire soient des phénomènes dégénératifs et non des phénomènes primitifs comme on aurait pu le croire au premier abord. Quoiqu'il en soit, on doit admettre que les phénomènes dont nous venons de parler chez les levures sont bien homologues des conjugaisons isogamiques, puisqu'ils présentent le seul caractère essentiel de la conjugaison, c'est-à-dire la fusion nucléaire : il est impossible d'après les idées actuellement admises, de ne pas les considérer comme des conjugaisons véritables.

Il faut admettre que la conjugaison, qui a lieu, chez les Schizosaccharomycètes et les *Zygosaccharomyces*, au moment de la formation des asques, se trouve reportée, chez un certain nombre de levures, au moment de la germination des spores. Dans les deux cas, d'ailleurs, la conjugaison s'effectue de la même manière. Les cas de fusion sont moins nombreux dans la levure de Johannisberg et dans le *S. Saturnus* ; ces deux levures montrent donc une tendance manifeste à l'apogamie. En outre, dans la levure de Johannisberg, on constate des anomalies très intéressantes : un certain nombre de cellules fusionnées paraissent ne pas subir la fusion nucléaire et cette fusion, lorsqu'elle a lieu, s'effectue parfois seulement après l'apparition du premier bourgeon; ce sont des particularités très curieuses qu'il est difficile d'interpréter d'une manière précise pour le moment.

Ce travail a été terminé au laboratoire de Botanique de l'Ecole normale supérieure et nous tenons à exprimer tous nos remerciements à M. le professeur Matruchot qui a bien voulu examiner nos préparations et nous aider de ses conseils (1).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. Hansen. — *Sur la germination des Saccharomyces* (Comptes-rendus des travaux du laboratoire de Carlsberg. 30 vol., 1re livr. 1891).

2. Guilliermond. — *Rech. sur la germination des spores du* S. Ludwigii (Bull. de la Soc. Mycol. de France, t. XIX, 1er fasc., 1903).

3. Barker. — *A conjugating Yeast* (Proceding of the Royal Society).

4 Guilliermond. — *Rech. sur la sporulation des Schizosaccharomyces* (C. R. de l'Ac. des Sciences, 22 juillet 1901). — *Rech. cytologiques sur les levures*. Storck, éditeur, Lyon, 1902. Résumé dans la Revue génér. de Botanique. 1903).

5. Hansen. — *La spore devenue sporange* (C. R. du Lab. de Carlsberg 1902).

6. Klöcker. — *Une espèce nouvelle de Saccharomyces, S. Saturnus* (C. R. du Lab. de Carlsberg, 6e vol., 2e livr., 1903).

7. Lepeschkin. — *La connaissance de l'hérédité chez les organismes unicellulaires* (Centr. für Bactériologie, 1903).

8. Federley. — *Die copulation der Conidien bei Ustilago Tragopogi pratensis* (Opversigt of Finska Kteuskap Socédentens Förhaudlingar. XI, VI, 1903-1904. Résumé dans le Bot. Zeitung, 1904).

9. J. Massart. — *Alimentation, sexualité et mort chez les organismes inférieurs* (Annales de la Société des Sciences médicales et naturelles de Bruxelles, 1904).

10. Mlle Popta. — *Beit. zur Kenntnis der Hemiasci* (Flora, 1899).

11. Guilliermond. — *Rech. sur l'épiplasme des Ascomycètes* (Revue générale de botanique, 1904).

12. Guilliermond. — *Considérations sur la sexualité des levures* (C. R. de l'Ac. des Sciences, 23 déc. 1901).

13. Barker. — *On the formation among the Saccharomyces* (Journal of the Feder. Inst. of Brewing, vol. VI, II, 1902).

14. Wortmann. — Landiv. Jalvib., 1892.

16. Guilliermond. — *Recherches sur la germination des spores chez les levures*, (C. R. Ac. des Sciences, décembre 1904).

---

(1) Nous remercions aussi M. Mesnil, de l'Institut Pasteur, ainsi que MM. Varney et Conte (du Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Lyon), qui nous ont fourni les éléments nécessaires pour nos comparaisons avec les Protozoaires.

17. Maire. — *Rech. cyt. sur les Basidiomycètes* (Bull. de la Soc. mycol. de France, 1902).

18. Chodat et Cretier. — *Influence du noyau pour la production des ramifications chez les Algues* (Archiv. des Sciences physiques et naturelles, XIII, Genève).

19. Klebhan. — Archiv. für Protistenkunde, 1902.

20. Sauvageau. — *Les Cutleriacées et leur alternance de génération* (Ann. des Sciences nat. Bot., 1899).

21. Guilliermond. — *Remarques sur la copulation du* Sch. mellacei (Bull. de la Société botanique de Lyon, 1903).

22. Prenant, Bouin et Maillard. — *Traité d'Histologie*, t. I ; *Cytologie générale*, t. I, Schleicher et C^ie^, éditeurs (pages 893, 914, 915).

23. Barker. — *A. Fragrant Mycoderma Yeast S. anomalus* (Ann. of Botany, vol. XIV, n° LIV, 1900). *A. conj. Yeast* (Philosophical Transaction of the Royal Society of London, vol. 194, 1901).

24. Van Tieghem. — *Traité de Botanique*, p. 26.

25. R. Hertwig. — *Kernth Richtung und Befruch von Actinosphærium* (Abh. K. Bayer Akad. wiss., XIX, 2).

26. Schaudinn. — *Beit. zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen* (Archives für P. Protistenkunde, Bd. II, 1903) Beit. zur Kennt. der Bakterien (Archives f. Protistenkunde, Bd I, 1902, p. 306).

27. Lőwenthal. — *Beit. zur Kennt. des Basidiobolus lacertae* (Arch. Protistenkunde, Bd. II, 1903).

28. Caullery et Mesnil. — Revue annuelle de Zoologie (Revue générale des Sciences, 30 juin 1904).

EXPLICATION DES PLANCHES

Planche 6.

Saccharomyces Ludwigii. — Fixation au liquide de Péreniy, sauf la fig. 39 fixée au Flemming, coloration à l'hématoxyline ferrique.

Fig. 1. — Cellules végétatives.

Fig. 2 à 41. — Fusions des spores et formation du promycélium. — 11, 14 et 15, stades de fusion nucléaire ; 27, fusion entre deux spores appartenant chacune à un asque différent.

Planche 7.

Levure de Johannisberg II. — Fixation au Péreniy, coloration à l'hématoxyline ferrique.

Fig. 1 à 3. — Cellules végétatives ; 3, division du noyau.

Fig. 4 à 6. — Spores isolées formant chacune un bec destiné à la copulation.

Fig. 7 à 87. — Fusions des spores; 48 à 79, stades de fusion nucléaire, 56, 61, 74, 81, 82, stades de conjugaison effectuée à l'intérieur de l'asque à un seul noyau, 33, 34 à 38, 40, 41, bourgeonnement de la zygospore précédant la fusion nucléaire.

Planche 8.

Levure de Johannisberg (de 1 à 60).

Fixation au Péreniy, coloration à l'hématoxyline ferrique, sauf la fig. 38.

Fig. 1 à 29. — Fusion des spores, les noyaux sont fusionnés.

Fig. 31 à 36. — Divisions nucléaires.

Fig. 37. — Fusions de deux spores dont l'une a commencé à germer isolément.

Fig. 38. — Fixation au picroformol et coloration à l'hémalun. — Noyau et corpuscules métachromatiques dans les vacuoles.

Fig. 39 à 50. — Fusions de spores n'étant pas accompagnées de fusions nucléaires (?).

Fig. 51 à 60. — Spores germant isolément.

Saccharomyces Saturnus (61 à 74) — Fixation au picroformol, coloration à l'hématoxyline ferrique.

Fig. 61 à 64. — Cellules végétatives. — 63, anaphase de mitose. — 64 bis, amitose.

Fig. 64. — Spore germant isolément : le noyau se divise par mitose.

Fig. 65 à 74. — Fusions des spores. — 74 Division du noyau par mitose.

Planche 9.

Schizosaccharomyces octosporus (1 à 25). — Fixation au picroformol, coloration à l'hématoxyline ferrique.

Fig. 1 à 23 — Stades de la conjugaison. — 15 stade de fusion nucléaire.

Fig. 23 à 25. — Divisions nucléaires précédant la formation des spores. 23. — Karyokinèse ?

Schizosaccharomyces mellacei (26 à 38). — Fixation au Péreniy, coloration à l'hématoxyline ferrique.

Fig. 26 et 27. — Cellules végétatives.

Fig. 28 à 38. — Conjugaisons. — 32, 35 et 36 stades de fusions nucléaires ?

Zygosaccharomyces (39 à 43). — Fixation au Péreniy, coloration à l'hématoxyline ferrique.

Fig. 39 à 41. — Conjugaisons.

Fig. 42. — Formation des spores.

Fig. 43. — Asque.

REVUE DES TRAVAUX D'ANATOMIE

PARUS DE 1897 A 1902 (*Suite*).

La formation d'amidon est, selon WINCKLER (1), une fonction propre de tous les chromatophores des plantes supérieures. Les chloroleucites des feuilles qui normalement ne contiennent pas d'amidon, sont capables d'en produire dans certaines conditions de nutrition. Les chloroleucites des plantes étiolées, ceux des feuilles antomnales conservent la capacité d'en produire.

D'après SALTER (2), le grain d'amidon est, à tous les stades de son développement, distinct du plastide qui le contient. La substance amylacée est sécrétée ; ce n'est pas une transformation proprement dite du protoplasme, car on ne voit jamais de couches de passage. Le plastide forme au grain une enveloppe complète, comme l'a dit A. Meyer. La stratification du grain tient surtout à une différence de densité. Elle est due à la variation des conditions de formation (cf. A. Meyer), puisque il existe une uniformité de stratification remarquable dans les grains voisins. Quand le grain se dissout, c'est au moins dans plusieurs cas le chromatophore qui sécrète le ferment.

D'ARBAUMONT (3) consacre un long mémoire à l'amidon. Il considère l'amidon comme un des éléments générateurs du chloroleucite (cf. Belzung) ; l'amidon n'est cependant pas indispensable. Dans le méristème terminal, l'auteur distingue deux sortes de cellules : 1° les *cyanocystes*, à plasma granuleux, se colorant par le bleu de méthylène et par le violet d'aniline ; les leucites chlorophylliens se dégagent hâtivement du protoplasme pariétal et achèvent de verdir en consommant leur amidon, l'auteur les nomme *gymnochlorites* ; 2° les *achroocystes*, à plasma clair, non colorable ; les corps chlorophylliens restent inclus dans le revêtement plasmique de la cellule et constituent les *endochlorites*. Les gymnochlorites dérivent de granulations protoplasmiques différenciées à l'avance, les endochlorites semblent se différencier directement et actuellement. La structure des premiers est plus compliquée et plus variée. Les chlorites dans l'écorce primaire pâlissent et se chargent de gouttes d'huile avant de se dissoudre.

---

(1) Winckler : *Unters. über die Stärkebildung in der verschiedenartigen Chromatoplasten* (Jahrb. wiss. Bot., t. 32, 1898)

(2) Salter : *Zur näheren Kentniss der Stärkekörner* (Jahrb. wiss. Bot., t. 32, 1898.

(3) D'Arbaumont : *Sur l'évolution de la chlorophylle et de l'amidon dans la tige de quelques végétaux ligneux* (Ann. Sc. nat. Bot., 8e S., t. 13 et 14, 1901).

L'amidon d'été apparaît généralement en direction basifuge à partir des entrenœuds inférieurs. Il se résorbe plus ou moins complètement en automne, sauf dans la Vigne et l'Aristoloche. Certains endochlorites se déforment en hiver (en croissant, fer à cheval, etc.). Ils reprennent ensuite leur allure estivale en se remettant à fabriquer de l'amidon et en reverdissant. Les gymnochlorites ne subissent habituellement aucune modification. Comme l'a fait observer Mer, au printemps, c'est-à-dire au moment où l'amidon se régénère, il y a une phase temporaire de régression dans la quantité de cette substance. Le tanin peut remplacer l'amidon comme réserve dans certaines régions. Chez les espèces à feuilles caduques, le noyau des cyanocystes dégénère ; les achroocystes conservent seuls la faculté de former des tissus nouveaux.

La quantité d'amidon contenu dans les feuilles persistantes diminue en hiver et passe, d'après Miyake (1), par un minimun en janvier-février au Japon. Il se forme de l'amidon en hiver par photosynthèse ; les stomates de certaines feuilles sont plus ou moins ouverts en cette saison, à Tokyo, par des températures de 6 à 8°.

La recherche de l'amidon permet à elle seule, d'après Ravaz et Bonnet (2), de déterminer la valeur des sarments de la Vigne pour l'enracinement, la reprise de la greffe et l'avenir du vignoble. Les bons sarments ont des noyaux cellulaires volumineux et un réseau plasmique riche en grains d'amidon.

Buscalioni (3) a signalé des grains d'amidon entourés d'une enveloppe spéciale, de nature mal déterminée, notamment dans le tégument séminal de *Vicia narbonensis*. L'encapsulement de ces grains n'existe pas d'après Macchiati (4).

Voir dans la Revue de Physiologie, le rôle attribué à l'amidon par Haberlandt et Nemec dans la perception de la pesanteur.

Membrane cellulaire. — Dans une étude sur la formation des poils et des rhizoïdes, Sokolowa (5) établit que l'oxygène augmente l'énergie de leur croissance. La membrane cellulaire est un produit du protoplasme. La couche plasmique superficielle est capable de se transformer en cellulose et la mince pellicule apparue d'abord reste en relation intime avec le protoplasme et croît en surface et en épaisseur. Le protoplasme granuleux, la couche plasmique superficielle et la cellulose forment un tout. L'auteur se demande pourquoi dans certains cas la membrane croît en surface, et dans d'autres en épaisseur. D'une façon générale, les causes de la croissance de la membrane se trouvent dans les propriétés de la couche superficielle du protoplasme vis-à-vis du milieu extérieur. Des particules de cette couche se forment les particules de la membrane ; c'est de leur nombre que dépend l'énergie de la croissance et le mode de croissance (en surface ou en épaisseur). La croissance en surface semble liée aux courants plasmiques ; c'est du côté du courant le plus fort que se produit la plus forte croissance. La formation de petites protubérances cellulosiques dans les poils dont le point de croissance a été irrité mécaniquement ou chimiquement, porte à croire que les courants ne limitent pas leur action à déterminer la croissance en surface, mais encore apportent les matériaux nécessaires à cette croissance. La membrane s'épaissit lorsque les conditions externes empêchent l'expansion du protoplasme. En ce qui concerne l'influence du noyau sur la formation de la membrane, l'auteur remarque que le noyau se trouve toujours près de la membrane en voie de croissance, mais que les mouvements protoplasmiques dépendent à peine et parfois pas du tout du noyau. Le noyau élabore sans doute les substances albuminoïdes.

---

(1) Miyake : *On the starch of evergreen leaves and its relation to photosynthesis during the winter* (Bot. Gaz., t. 23, 1902).

(2) Ravaz et Bonnet : *Sur les qualités des « bois » de la Vigne* (Ann. Ec. Agric. Montpellier, 1901).

(3) Buscalioni : *Supra un caso rarissimo di incapsulamento dei granuli d'amido* (Malpighia, 1897 et Boll. Soc. bot. Ital., 1897). — *Sopra un nuovo caso*, etc. (Malpighia, 1899).

(4) Macchiati : Boll. Soc. bot. Ital., t. 11, 1897 et t. 12, 1898).

(5) Sokolowa : *Ueber das Wachsthum der Wurzelhaare und Rhizoiden* (Bull. Soc. imp. Natur. Moscou, 1897).

Selon Strasburger (1), les substances constituant les membranes cellulaires sont des produits du protoplasme. Tantôt ces produits sont sécrétés hors du protoplasme, tantôt ils restent inclus dans le cytoplasme pour éprouver là diverses transformations. On constate que parfois une masse protoplasmique donnée se métamorphose en totalité en substance de membrane sans laisser de résidu ; la membrane semble être alors un produit de séparation de la substance plasmique. Les membranes croissent en surface par extension passive et par annexion de nouvelles lamelles ou inclusion active de substance. La croissance des membranes en épaisseur se produit généralement par annexion de lamelles nouvelles, lesquelles n'éprouvent aucun épaississement ultérieur par inclusion active de substance, mais subissent des changements plus ou moins grands par infiltration et incrustation passives. Dans des cas déterminés, en particulier dans les cellules se développant librement sans connexion avec les voisines, on constate un épaississement supplémentaire des lamelles par inclusion active de substance. La croissance par annexion ou apposition et la croissance par inclusion ou intussusception interviennent, isolément ou simultanément, dans l'accroissement des membranes en surface et en épaisseur.

---

(1) Strasburger : *Die pflanzlichen Zellhaute* (Jahrb. wiss. Bot., t. 31, 1898).

Gardiner (1) et **Hill** (2) admettent que la plaque cellulaire est formée, entre les renflements équatoriaux des fibres du fuseau, de cytoplasme ordinaire. La membrane apparaît d'abord comme une sécrétion mucilagineuse du cytoplasme de la plaque. La stratification de la membrane cellulaire résulte du rythme qui se produit nécessairement dans les périodes d'activité et de repos du protoplasme sécréteur.

D'après **Timberlake** (3), toutes les fibres du fuseau prennent part à la formation de la plaque cellulaire et cette dernière est une transformation des filaments kinoplasmiques et non un résultat de leur activité Le noyau est nécessaire à la formation de la membrane cellulaire, ce qui revient à dire qu'il forme la substance de la membrane. L'auteur a trouvé, dans *Allium*, une substance située à l'équateur du fuseau et qu'il considère comme un hydrate de carbone de réserve destiné à servir à la formation de la membrame. Les filaments plasmiques sont les chemins de transport des matières de réserve, comme le pensent Farmer et Williams.

Tischler (4), discutant le mode de la formation de la cellulose, distingue deux cas. Lorsque la cellulose dérive du kinoplasme sans intervention du trophoplasme (par ex. membrane périplasmique accroissant la membrane cellulaire), il s'agit d'une *sécrétion*. Mais là où le trophoplasme entre en jeu, la cellulose provient d'une transformation du protoplasme, ou plus exactement d'une *séparation* d'une partie du protoplasme. Dans ce cas, le noyau dégénère au cours du processus, tandis que dans le cas où le kinoplasme est l'agent formateur, le noyau semble avoir une sorte d'action catalytique.

---

(1) Gardiner : *The genesis and development of the cell wall and connecting threads in the plant cell* (Proc. R. Soc. London, 1900).

(2) Gardiner and Hill : *The histology of the cell wall, with special reference to the mode of connection of cells* I. (Proc. R. Soc, London, 1901).

(3) Timberlake : *The development and functions of to cell plate in higher plants* (Bot. Gaz., t. 30, 1900).

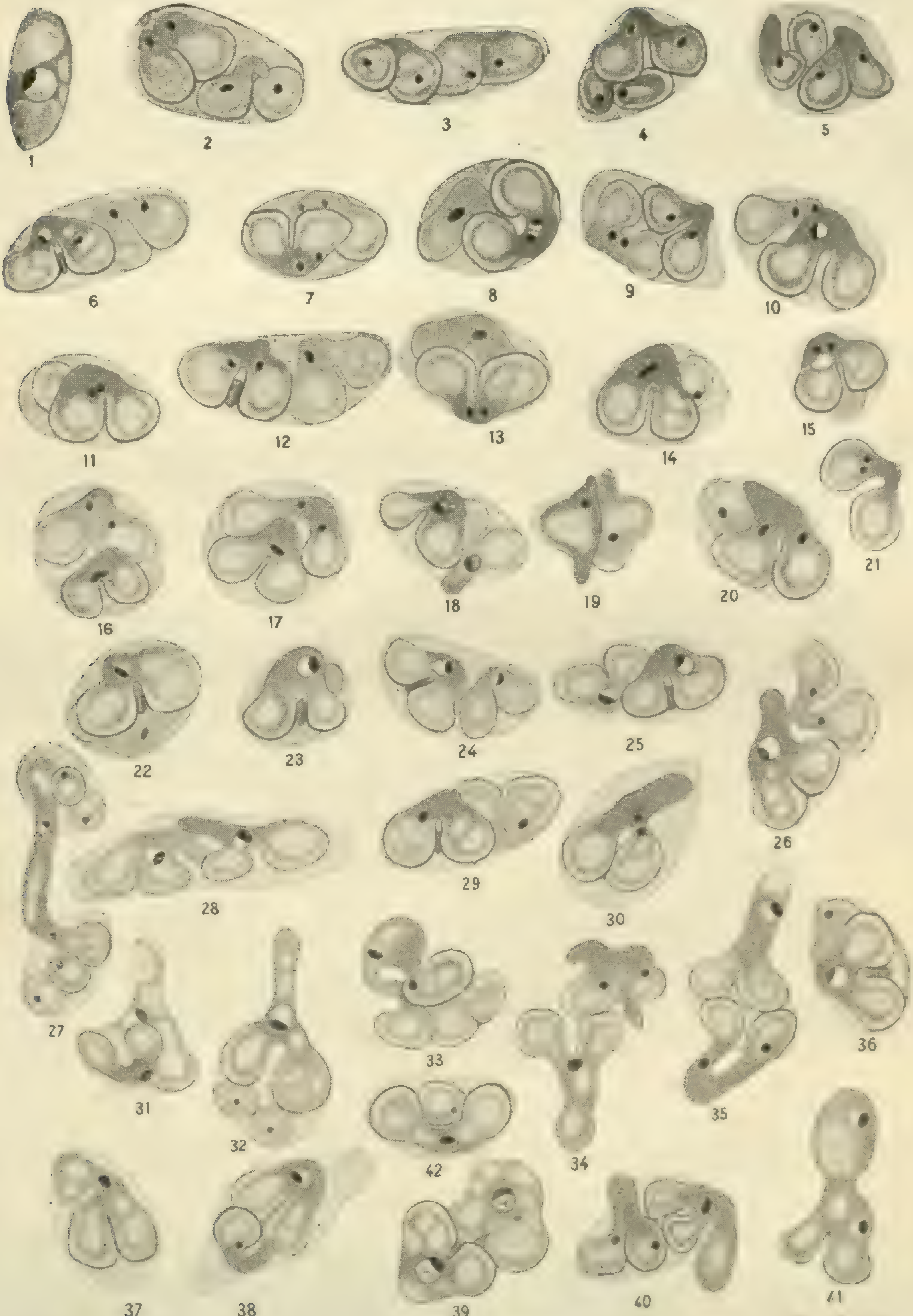
(4) Tischler : *Die Bildung der Cellulose. Eine theoretische Studie* (Biolog. Centralbl., t. 21, 1901).

(*A suivre*). **H. Ricôme.**

---

450 — Lille, imp. Le Bigot Frères. Le Gérant, Th. Clerquin.

Revue générale de Botanique. *Tome 17. Planche 6.*


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
42
37
38
39
40
41

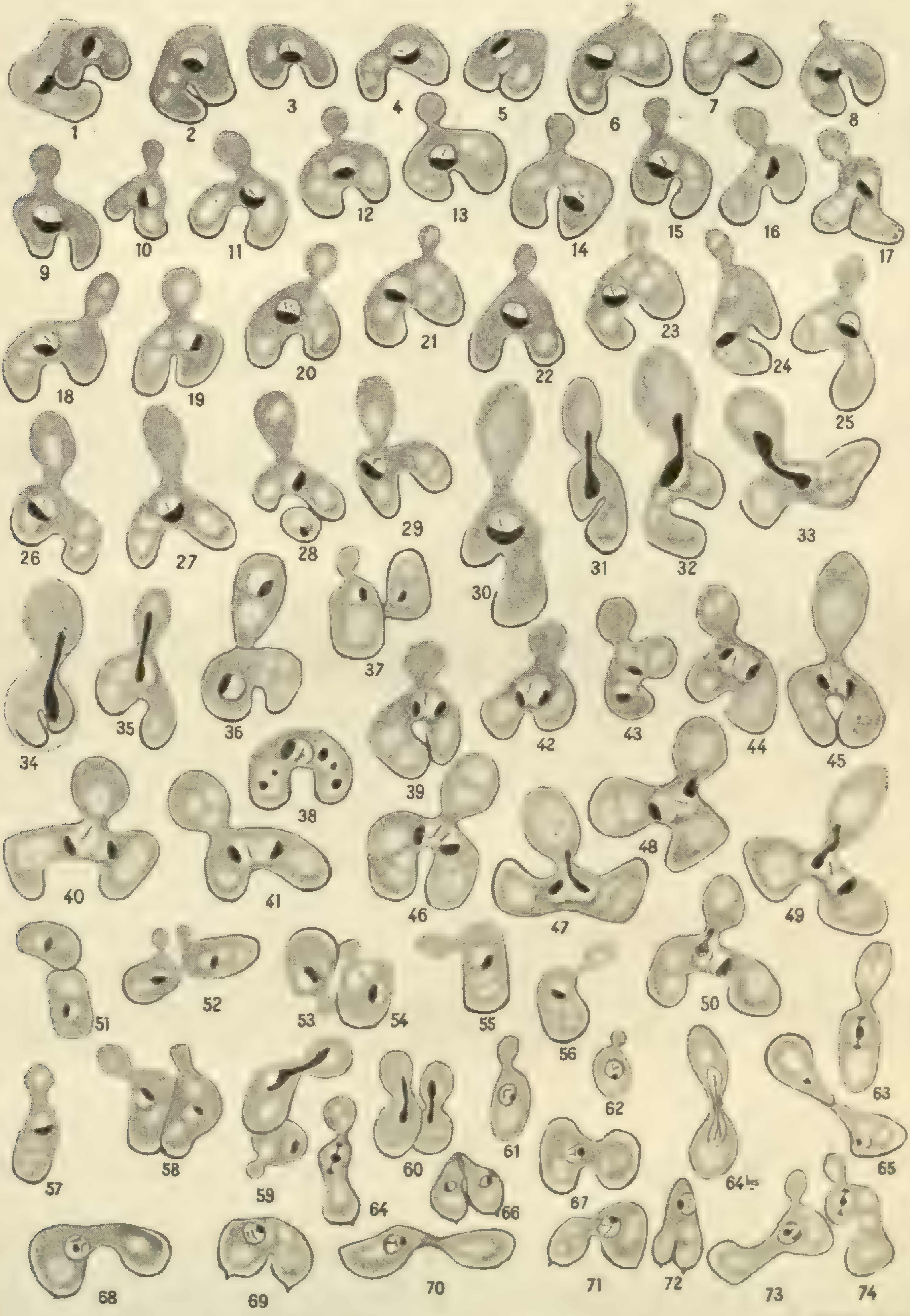
Guilliermond del. *Imp. Le Bigot Frères.* *Berlin sc.*

Saccharomyces Ludwigii.

1
2
3
4
5
8
9
10
6
7
11
12
19
13
14
15
16
17
18
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
31
30
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
47
42
43
44
45
46
48
49
50
52
53
54
55
56
57
51
58
59
60
61
62
63
64
65
66
67
68
69
70
71
72
73
75
76
77
78
79
80
73
74
81
82
83
84
85
86
87

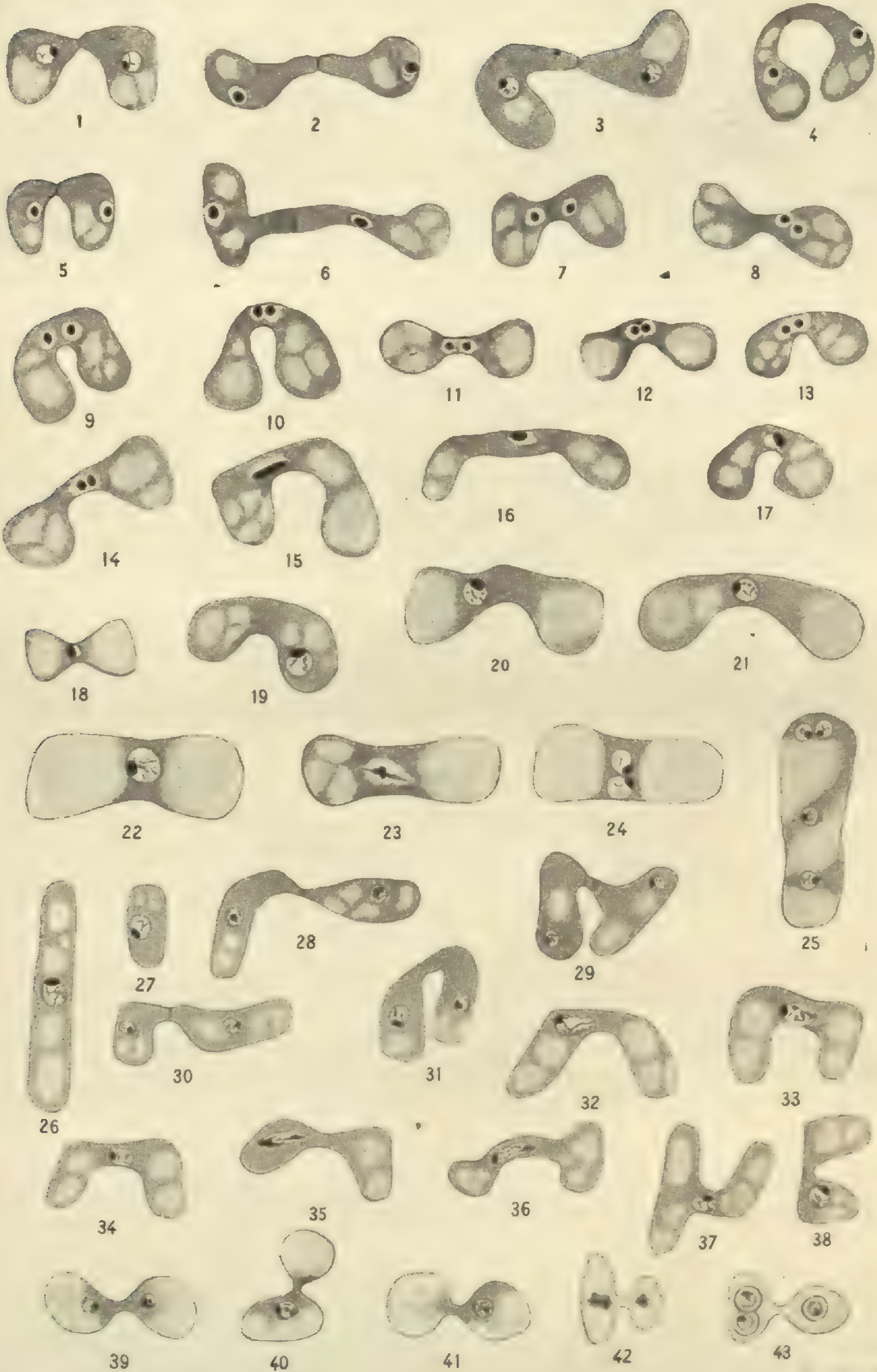
Guilliermond del. *Imp. Le Bigot Frères.* *Bertin sc.*

Levure de Johannisberg II.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
64 bis
65
66
67
68
69
70
71
72
73
74

Guilliermond del. *Imp. Le Bigot Frères.* *Berlin sc.*

Levure de Johannisberg II et *Saccharomyces Saturnus.*


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43

Guilliermond del. Imp. Le Bigot Frères. Bertin sc.

Sch. octosporus, Sch. mellacei et Zygosaccharomyces.

MODE DE PUBLICATION & CONDITIONS D'ABONNEMENT

La **Revue générale de Botanique** paraît le 15 de chaque mois et chaque livraison est composée de 32 à 48 pages avec planches et figures dans le texte.

Le prix annuel (payable d'avance) est de :

20 fr. pour Paris, les Départements et l'Algérie.

22 fr. 50 pour l'Étranger.

Aucune livraison n'est vendue séparément.

Adresser les demandes d'abonnements, mandats, etc., à M. l'Administrateur de la LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT, 1, rue Dante, à Paris.

Adresser tout ce qui concerne la rédaction à M. Gaston BONNIER, professeur à la Sorbonne, 15, rue de l'Estrapade, Paris.

Il sera rendu compte dans les revues spéciales *des ouvrages, mémoires ou notes dont un exemplaire aura été adressé au Directeur de la Revue générale de Botanique. De plus l'ouvrage envoyé sera annoncé immédiatement sur la couverture.*

Les auteurs des travaux insérés dans la *Revue générale de Botanique* ont droit gratuitement à vingt-cinq exemplaires en tirage à part.

Librairie Générale de l'Enseignement, 1, rue Dante, Paris.

VIENT DE PARAITRE :

COURS
DE
BOTANIQUE
Phanérogames

CELLULE ET TISSUS ; MORPHOLOGIE ; ANATOMIE ;
CLASSIFICATION ; FAMILLES DE PHANÉROGAMES ;
APPLICATIONS AGRICOLES, INDUSTRIELLES, MÉDICALES ;
PALÉONTOLOGIE ; HISTORIQUE

par MM.

GASTON BONNIER
MEMBRE DE L'INSTITUT (Académie des Sciences)
PROFESSEUR DE BOTANIQUE
A LA SORBONNE

LECLERC DU SABLON
PROFESSEUR DE BOTANIQUE
A L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE
DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES

A L'USAGE
des Élèves des Universités, des Écoles de Médecine et de Pharmacie,
et des Écoles d'Agriculture

Avec 2389 figures inédites
par J. POINSOT et A. MILLOT

Un volume de 1.332 pages in-8. — PRIX *(franco)*. **20 fr.**

On peut souscrire dès à présent à la **Deuxième Partie** du **COURS DE BOTANIQUE (Cryptogames, Physiologie, Géographie botanique, etc.).**

L'ouvrage paraîtra en fascicules et formera un volume d'environ 1.500 pages in-8 et renfermant plus de 2.000 figures, la plupart dessinées d'après nature.

Prix de Souscription au COURS DE BOTANIQUE (2e Partie). 15 fr.

(Une fois l'ouvrage terminé, le prix sera augmenté)

On ne peut plus actuellement souscrire qu'à la **Deuxième Partie** du **COURS DE BOTANIQUE**, aux conditions ci-dessus.

IMP. LE BIGOT FRÈRES

REVUE GÉNÉRALE
DE
BOTANIQUE

DIRIGÉE PAR

M. Gaston BONNIER

MEMBRE DE L'INSTITUT,
PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA SORBONNE

TOME DIX-SEPTIÈME

Livraison du 15 Septembre 1905

N° 201

Entered at the New-York Post Office
as Second Class matter.

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
1, RUE DANTE, 1
1905

LIVRAISON DU 15 SEPTEMBRE 1905

Pages

SUR LA SENSIBILITÉ DE L'APPAREIL CHLOROPHYLLIEN DES PLANTES OMBROPHILES ET OMBROPHOBES (avec planches et figures dans le texte), par **M. W. Lubimenko** 381

PLANCHES CONTENUES DANS CETTE LIVRAISON

Planches 10 et 11. — Pin Silvestre ; Bouleau; Tilleul; Sapin.

Pour le mode de publication et les conditions d'abonnement, voir à la troisième page de la couverture.

SUR LA SENSIBILITÉ DE L'APPAREIL CHLOROPHYLLIEN DES PLANTES OMBROPHILES ET OMBROPHOBES

par **M. W. LUBIMENKO.**

(Planches 10 et 11).

La question du rapport entre l'intensité de la radiation et l'énergie de la décomposition de l'acide carbonique par les organes verts des plantes a été, comme on le sait, le sujet de maintes recherches détaillées. Le dernier des ouvrages sur cette question, qui me soit connu, est celui de M. Timiriazeff ; nous avons ici une courbe complète du travail de la feuille, suivant l'intensité lumineuse, depuis l'insolation 0 jusqu'au chiffre 1 qui exprime l'intensité des rayons directs du soleil.

Si l'on considère avec M. Timiriazeff cette courbe (et son maximum caractéristique correspondant à la moitié environ de l'insolation directe) comme l'expression précise d'une loi générale, on arrive de soi-même à se poser la question spéciale qui suit : comment expliquer ce fait, démontré par la pratique et les observations œcologiques, que différentes plantes vertes exigent une quantité différente de lumière ? Si le maximum du travail photochimique de la feuille correspond toujours à la moitié de l'insolation directe , pourquoi certaines espèces de plantes vertes croissent-elles avec succès exclusivement dans les endroits les mieux ensoleillés, tandis que les autres, ne poussent que dans l'ombre de la forêt ? Cette question n'a pas été, que je sache, le sujet de recherches expérimentales ; c'est pourquoi j'ai résolu de faire des expériences comparatives sur l'énergie de la décomposition de CO^2 par les feuilles des plantes ombrophiles et ombrophobes sous l'influence des intensités différentes de lumière.

M. Bonnier, le Professeur de Botanique de la Sorbonne, ayant été assez aimable pour m'accueillir au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, je suis heureux de lui témoigner ma reconnaissance pour les conseils utiles qu'il m'a donnés.

Je remercie également : M. Dufour, le Directeur-adjoint du Laboratoire, pour son aimable aide dans la technique des expériences ; M. Molliard, Maître de Conférences à la Sorbonne, pour les indications théoriques ; enfin, M. Lemaire, chef d'atelier, qui a réalisé sous ma direction des échelles photographiques de teintes graduées.

HISTORIQUE

Comme je l'ai déjà remarqué, la question que je me suis posée n'a pas encore été le sujet de recherches expérimentales. Mais elle est intimement liée au problème général du rapport entre l'intensité de la lumière et le travail photochimique des organes verts ; aussi je crois devoir donner ici un aperçu sommaire de la bibliographie de cette dernière question.

Autant que je le sais c'est Garreau (1) qui a, le premier, expérimentalement démontré la possibilité de décomposition de CO^2 par les organes verts, non seulement à la lumière directe du soleil, mais aussi à la faible lumière diffuse par un temps pluvieux. Mais occupé par d'autres questions, l'auteur se contente d'une brève remarque sur ce fait. Quinze ans après apparaît l'ouvrage de Wolkoff (2) qui s'occupe déjà spécialement de la question qui nous intéresse. En opérant avec des plantes aquatiques et en employant la méthode du calcul des bulles de gaz, Wolkoff arrive à la conclusion qu'il existe une proportionnalité directe entre le dégagement du gaz et l'intensité de la lumière, et que cette proportionnalité se conserve quelle que soit la composition du gaz dégagé. D'après les analyses du gaz dégagé par 5 exemplaires de *Ceratophyllum demersum* de grandeur et d'âges différents, mais qui montrent une proportionnalité exacte dans le dégagement des bulles, on trouve que la quantité d'oxygène peut différer de 98 à 54 0/0 ; la quantité de CO^2 ne surpasse pas de 2 0/0.

---

(1) Garreau : *Ann. d. scienc. nat. Botanique.* III sér., t. XVI ; 1851, p. 283.

(2) Wolkoff : *Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik.* V ; 1866-67 ; p. 1-30.

De cette manière, à cause de la grande différence dans la quantité de 0^2, démontrée par Wolkoff, la vitesse de dégagement des bulles de gaz peut être considérée comme la mesure de l'énergie d'assimilation dans un cas seulement : si l'on peut prouver que la composition du gaz des diverses bulles dégagées pendant l'expérience (15 min. par exemp. chez Wolkoff) reste invariable. Wolkoff ne l'a pas prouvé. Il y a en outre ici une chose à considérer, c'est que Wolkoff a étudié une partie peu considérable de la courbe d'intensité de lumière. Les mots suivants nous donnent une idée sur l'intensité de lumière primitive sous laquelle Wolkoff a commencé ses expériences : « Selbst in einem hellen Zimmer hinter der Wand zwischen zwei Fenstern gestellt, hört meistenteils jede Gasausscheidung auf, wenngleich directe Sonnenstrahlen durch beide Fenster das Zimmer stark beleuchten (1). » En ce qui concerne l'intensité finale, elle était plus faible que l'intensité des rayons directs du soleil parce que ceux-ci avant de tomber sur la plante passaient à travers un verre poli.

Dans ces limites étroites, Wolkoff a étudié seulement trois degrés d'intensité et le rapport d'intensité des degrés extrêmes n'est pas tombé au-dessous de 8/21. Cette circonstance limite considérablement la conclusion de Wolkoff sur la proportionnalité entre les dégagements de gaz et les intensités lumineuses.

L'ouvrage suivant est celui de Boussingault (2) qui ne s'occupe que peu de l'influence de l'intensité lumineuse. L'auteur a démontré un fait intéressant, c'est que la décomposition de CO^2 cesse avant que l'obscurité devienne complète. Il est vrai que Boussingault n'a pas mesuré la respiration ; c'est pourquoi sa limite ne correspond pas à l'absence d'assimilation mais à un degré tellement faible que l'absorption de CO^2 égale son émission par la respiration. Cependant il est intéressant de remarquer que dans le crépuscule, immédiatement après le coucher du soleil, Boussingault n'a pas pu constater pour la feuille de Laurier rose la prépondérance de la décomposition de CO^2 sur la respiration.

L'ouvrage de N.-C. Müller (3) apparu trois ans plus tard et ne concernant qu'en partie notre question, donne une méthode intéressante. L'auteur est le premier qui ait employé une lentille. Il opère dans une chambre noire où il expose les éprouvettes contenant des morceaux de feuilles au cône des rayons divergents, obtenu à l'aide d'un héliostat et d'une lentille biconvexe. Comme il n'a été décrit que deux expériences, on ne peut pas en tirer une conclusion precise, quoique Müller assure que l'assimilation n'augmente pas proportionnellement au carré de l'intensité de la lumière.

---

(1) *L. c.*, p. 4.

(2) *Ann. d. Sc. nat. bot.*, 5ᵉ sér., t. X, 1869 ; p. 335.

(3) Müller : *N.-J. C. Botanische Untersuchungen*, t. I, 1872, p. 5-7.

L'article de Müller est resté, à ce qu'il paraît, inconnu à Prianischnikoff (1) et à M. Famintzine (2) qui ont travaillé plus tard. Malheureusement on ne peut se faire une idée exacte du travail de Prianischnikoff, car il n'en a été publié qu'un rapport bref. En ce qui concerne la méthode, il faut remarquer que Prianischnikoff, pour varier l'intensité de lumière (directe du soleil), recouvrait les eudiomètres contenant des feuilles par un nombre différent de couches de papier blanc ordinaire. La respiration n'a pas été mesurée.

Dans le rapport indiqué nous trouvons seulement la conclusion générale que « la décomposition de CO^2 devient plus faible quand l'intensité de la lumière diminue ». En outre nous avons dans l'article de M. Famintzine (3) les chiffres d'analyses de gaz pour une expérience, tirés du Mémoire de Prianischnikoff. Les chiffres nous montrent quatre fois sur cinq que l'assimilation était plus énergique sous les rayons directs du soleil qu'à la lumière affaiblie par une couche de papier. Les expériences se faisaient avec des morceaux de feuilles de *Typha latifolia*.

La méthode de M. Famintzine dans sa première série d'expériences sous la lumière directe du soleil ressemble à la méthode de Prianischnikoff. M. Famintzine plaçait ses plantes dans des tubes eudiométriques et variait l'intensité de lumière en recouvrant les tubes de 1, 2, 3, et 4 couches de papier, mais comparativement plus fin (papier à cigarettes). Ont été étudiés : *Chamaedorea elatior* dans un mélange gazeux et *Bambusa arundinacea*, *Elodea canadensis*, *Chamaedorea graminifolia* et *Calamagrostis sp.* dans l'eau.

---

(1) Prianischnikoff : *Trav. Soc. nat. d. St-Petersbourg*, t. VIII, 1877 ; pp. 18-19 (en russe).

(2) Famintzine : *Bull. de l'Acad. d. Sc. d. St-Petersbourg*, t. X, 1880 ; pp. 401-426..

(3) *L. c.*, p. 403.

Les analyses de gaz ont montré que l'assimilation est plus faible à la lumière directe du soleil qu'à la lumière affaiblie par *une* couche de papier; dans les tubes recouverts par deux couches elle reste à peu près constante et diminue de nouveau dans les tubes recouverts par quatre couches de papier. La seconde série d'expériences a été faite aussi dans un mélange gazeux et dans l'eau mais à la lumière d'une lampe de gaz de la force de 50 bougies. Les tubes avec les feuilles se plaçaient à différentes distances de la flamme. Les expériences ont été faites avec *Chamaedorea elatior*, *Ch. graminifolia* et *Bambusa arundinacea*. Les analyses de gaz ont montré que l'énergie de décomposition de CO^2 diminue rapidement à mesure que la distance de la lampe augmente, et à la distance la plus proche, elle n'est que trois fois plus faible qu'à la lumière directe du soleil.

M. Famintzine tire de ces expériences cette conclusion, que toute une série de plantes montrent pour la décomposition de CO^2 un optimum de lumière. Cet optimum est occasionné par la modification de la forme et le mouvement des chloroplastes sous l'influence des rayons du soleil. Parmi les plantes étudiées il n'y a que *Calamagrostis sp.* qui n'ait pas montré d'optimum d'assimilation jusqu'à la limite d'insolation naturelle.

Quelque temps après parut le travail de M. J. Reinke (1). Ce dernier a choisi pour ces expériences *Elodea canadensis* et a préféré, à l'analyse, la méthode du calcul des bulles de gaz. Les expériences étaient faites dans une chambre noire où l'on obtenait au moyen d'un héliostat et d'une lentille biconvexe un faisceau de rayons du soleil. En prenant pour unité l'intensité de la lumière à une distance double de la distance focale de sa lentille (environ l'insolation directe du soleil), M. Reinke posait les éprouvettes contenant des branches d'*Elodea* à des distances de la lentille telle que l'intensité de la lumière était égale successivement à 1/16, 1/8, 1/4, 1/2, 1/1, 2/1, 4/1, 8/1 et 16/1.

Au moyen d'une plus grande lentille des expériences ont été faites avec des intensités lumineuses égales à 36/1 et 64/1; dans quelques-unes, les plantes étaient placées au foyer même de la lentille où l'intensité de la lumière s'élevait à 800/1 et jusqu'à 1000/1.

---

(1) Reinke : *Bot. Ztg.*, t. XLI, 1883; pp. 697, 713, 732.

De tout ses résultats l'auteur a tiré cette conclusion que le dégagement des bulles de gaz par *Elodea* commence à une intensité moyenne de lumière (1/16) et augmente avec l'accroissement de l'intensité jusqu'à un maximum (optimum), qui correspond à peu près à l'insolation directe du soleil. Sous l'accroissement continu de l'intensité de la lumière, la vitesse du dégagement des bulles de gaz reste constante (maxima) jusqu'au moment où commence l'action nuisible de la lumière sur la chlorophylle.

Ce qui est surtout intéressant dans ce travail c'est que l'auteur a étudié l'influence d'une intensité de la lumière plus forte que la lumière directe du soleil.

Il est intéressant de rappeler ici les expériences de M. Van Tieghem (1), publiées dans l'année 1869. M. Van Tieghem assure que le dégagement des bulles de gaz par les plantes aquatiques (entre autres par *Elodea*) continue dans l'obscurité pendant un laps de temps plus ou moins long. Les expériences sur *Ceratophyllum demersum* éclairé par une bougie amènent M. Van Tieghem à la conclusion, que le dégagement des bulles de gaz est proportionnel à l'intensité de la lumière.

Peu de temps après l'ouvrage de M. Reinke parut celui de Kreusler (2) ne concernant qu'en partie notre question, mais très intéressant par sa méthode.

Kreusler fait passer dans le vase où se trouve la plante un courant d'air avec une quantité déterminée de CO^2 et il mesure la diminution ou l'augmentation de CO^2 après l'expérience par un pesage direct.

L'appareil très compliqué, construit dans ce but, permettait à l'auteur de travailler avec les mêmes feuilles pour déterminer l'augmentation de CO^2 due à la respiration ainsi que son absorption due à l'assimilation. C'est ainsi qu'a été mesurée pour la première fois, d'une manière complète, l'énergie de décomposition de CO^2.

Comme source de lumière a été employée dans la plupart des expériences la lumière électrique de l'arc voltaïque égale à la force de 1.000 bougies. Occupé à résoudre la question de l'influence de la quantité de CO^2 dans l'atmosphère et de l'humidité sur l'énergie d'assimilation, Kreusler ne fait que peu attention à l'influence de l'intensité lumineuse. Un petit nombre d'expériences faites dans cette dernière direction l'amènent à la conclusion que l'énergie de décomposition de CO^2 est, même à l'éclairage électrique, à peu près porportionnelle à l'intensité de la lumière dans certaines limites.

---

(1) Van Tieghem, *Comptes-Rendus*; t. 69; 1869; pp. 482 et 531.

(2) Kreusler : *Landwirthschaftl. Jahrbücher*, XIV Bd.; 1885; p. 913.

Très intéressants sont les résultats de deux expériences préliminaires faites pour déterminer l'intensité de lumière sous laquelle l'énergie de l'assimilation est bien précise. Comme objet d'expériences ont été employés *Prunus Chamaecerasus* et *Urtica dioica.*

L'énergie de l'assimilation de la première plante à la distance d'un mètre de la lampe se trouva presque égale à l'énergie de la respiration ; mais à la distance de 0^m50 elle surpassa la respiration de deux fois et demie. Cependant chez *Urtica dioica* l'intensité d'assimilation était plus faible que l'intensité de la respiration même à la distance de 0^m4.

En partant de l'opinion préconçue que les différentes espèces de plantes commencent à assimiler sous la même intensité de lumière, Kreusler explique la différence que nous avons mentionnée plus haut par l'action nuisible des rayons thermiques qui influent d'une manière différente sur les deux plantes expérimentées. C'est pourquoi Kreusler a tâché dans ses expériences suivantes de préserver les plantes de l'excès de chaleur de la lampe électrique. Mais il n'a pas répété, dans ces nouvelles conditions, les recherches comparatives sur différentes plantes et à des degrés différents d'intensité lumineuse.

Le travail suivant dans l'ordre chronologique, celui de M. Timiriazeff (1), est déjà complètement consacré à notre question.

Les expériences ont été faites dans une chambre obscure au moyen d'un faisceau de rayons divergents obtenu par un héliostat et une lentille. Les éprouvettes contenant les plantes ont été exposées dans le cône de lumière de telle manière qu'on put étudier les intensités 1, 1/2, 1/4, 1/9, 1/16, 1/25 et 1/36, en prenant pour unité l'intensité de la lumière directe du soleil. Parmi les plantes employées l'auteur ne mentionne que *Potamogeton lucens*; il ne nomme pas les plantes terrestres qui ont servi aux expériences dans le milieu gazeux. L'énergie d'assimilation était mesurée par les analyses des gaz. On ne sait pas si l'auteur a aussi mesuré la quantité de CO^2 dégagée par les plantes à cause de la respiration.

---

(1) Timiriazeff, C.: *Comptes-rendus*, CIX ; 1889; p. 381.

Nous avons dans l'article un dessin qui nous montre la courbe de l'énergie de l'assimilation commençant à la radiation 0 ; cependant le degré inférieur d'intensité de lumière, étudié par l'auteur, est 1/36 de la lumière directe du soleil, c'est-à-dire est assez éloigné de 0.

La conclusion générale de M. Timiriazeff est la suivante : la décomposition de CO^2 commence en même temps que l'éclairement, augmente d'abord rapidement, ensuite de plus en plus lentement, atteint un maximum (correspondant à 1/2 environ de l'insolation directe), puis devient définitivement stationnaire.

Le travail de M. Pantanelli publié récemment (1) est intéressant parce que l'auteur essaie d'étudier d'une manière plus détaillée l'influence d'intensités plus fortes que celle de l'insolation directe du soleil. Les expériences ont été faites par la méthode de M. Reinke sur des plantes aquatiques, principalement *Elodea*). M. Pantanelli tire cette conclusion que le chloroplaste peut se fatiguer de même qu'un muscle, et que selon l'état du stroma protoplasmique il faut différencier l'optimum et le maximum du travail photochimique du chloroplaste. La position de l'optimum varie sous l'influence des conditions extérieures. N'ayant pas pour but de donner une courbe d'assimilation, l'auteur indique que l'optimum pour *Elodea* correspond à une intensité comprise entre 1/4 et 4/1 d'insolation du soleil, pour *Zanichellia*, entre 1/4 et 1/1, pour *Potamogeton crispus* à 1/1 et pour *Ceratophyllum* entre 1/1 et 1/4.

Cet aperçu général nous montre que la plus faible intensité de lumière, prise pour déterminer l'énergie de l'assimilation, est celle d'une bougie (Van Tieghem), et la plus forte, de 800 à 1000 l'intensité de l'insolation directe (Reinke). En ce qui concerne l'intensité primitive, il peut y avoir là-dessus un doute, parce que Wolkoff, expérimentant comme M. Van Tieghem sur *Ceratophyllum demersum*, assure que l'intensité de la lumière diffuse de la chambre n'est pas suffisante pour l'apparition des bulles de gaz. L'intensité primitive pour *Elodea canadensis* a été déterminée par M. Reinke égale à 1/16 de l'insolation directe du soleil.

---

(1) Pantanelli : *Jahrb. f. wiss. Botanik*, 39 t., 1903, p. 167.

Il est certain, en tous cas, que la méthode du calcul des bulles de gaz, employée par M. Van Tieghem, ne peut, par sa nature même, servir à déterminer le commencement de la courbe d'assimilation. On mesure par cette méthode la quantité totale du gaz dégagé, par conséquent le moment où commence le dégagement de l'oxygène reste non défini. Et, comme l'intensité primitive de la lumière pour la décomposition de CO^2 n'a pas été déterminée dans les travaux où a été employée la méthode analytique, la question de cette intensité n'a pas été éclaircie jusqu'ici par les expériences.

Le plus faible degré de l'énergie d'assimilation a été mesuré par Kreusler pour *Urtica dioica*; par exemple à la distance de 1 m. de la lampe électrique (de la force de 1.000 bougies) cette plante a décomposé dans un cas $11^{mg}1$, dans l'autre $17^{mg}7$ de CO^2 et a dégagé par la respiration $19^{mg}3$ de CO^2.

Tous les autres auteurs commencent à mesurer l'assimilation depuis le moment où elle surpasse la respiration d'une quantité de CO^2 appréciable à l'analyse. C'est M. Famintzine qui a mesuré l'assimilation par cette méthode sous la plus faible intensité de lumière ; c'était l'intensité de la lumière d'une lampe à gaz de la force de 50 bougies et à la distance de 45 cm. de cette lampe.

M. Famintzine a constaté la prépondérance de l'assimilation sur la respiration à cet éclairement pour *Chamaedorea graminifolia*, *elatior* et *Bambusa arundinacea*.

Pour les intensités qui surpassent celle des rayons directs du soleil, nous avons très peu de données (Reinke, Pantanelli) obtenues par le calcul des bulles de gaz.

En somme, comme nous l'avons vu, la plupart des expériences ont été faites dans les limites de 1/36 jusqu'à 1 (la force des rayons directs du soleil). Dans ces limites de radiation, selon l'opinion de la plupart des savants, l'énergie de l'assimilation s'accroît avec l'augmentation d'intensité de lumière jusqu'à un certain point.

La décomposition de CO^2 atteint son maximum selon les uns (Reinke) à l'éclairement des rayons directs du soleil, selon les autres (Famintzine, Kreusler, Timiriazeff), à un éclairement bien plus faible.

Quant à la marche ultérieure du phénomène les opinions sont contradictoires : M. Famintzine assure qu'il existe un optimum après lequel l'énergie d'assimilation baisse, tandis que MM. Reinke et Timiriazeff pensent que l'énergie maxima reste stationnaire.

En somme la seule conclusion sûre c'est que l'énergie de décomposition de CO^2 croît depuis un certain point jusqu'au maximum avec l'augmentation d'intensité de lumière.

EXPOSÉ DES RECHERCHES

D'après l'historique précédent, nous voyons qu'aucun des botanistes cités n'a fait attention à la différence, à priori possible, dans le rapport entre l'intensité de la lumière et l'énergie de la décomposition de CO^2 pour des plantes d'espèces différentes. La plupart des savants sont partis de l'idée préconçue que les différentes espèces de plantes doivent avoir des courbes d'énergie d'assimilation *identiques ou du moins géométriquement semblables*. Quand les expériences ont été faites sur plusieurs espèces, le but des chercheurs n'a été que de déterminer plus exactement la marche d'une courbe générale pour toutes les plantes. C'est surtout le Mémoire de M. Timiriazeff, qui est fait nettement à ce point de vue. Nous n'y trouvons pas même d'énumération complète des plantes étudiées, et la construction de la courbe se fait à l'aide des moyennes arithmétiques obtenues d'après des nombres se rapportant à différentes plantes.

Ayant pour but de résoudre la question spéciale posée au commencement de cet article, j'ai résolu de déterminer d'abord l'intensité de lumière indispensable pour le commencement du phénomène de décomposition de CO^2, et ensuite d'établir s'il n'existe pas, à ce point de vue, une différence entre les espèces diverses.

Les plantes employées pour ces expériences ont été : *Pinus silvestris*, *Abies nobilis*, *Betula alba* et *Tilia parvifolia*. En choisissant de préférence ces quatre espèces, j'obéissais aux considérations suivantes. En premier lieu, d'après ce que je sais des observations oecologiques recueillies dans la bibliographie forestière, *Pinus* et *Betula* sont des plantes ombrophobes, *Abies* et *Tilia* des plantes ombrophiles (1). En second lieu, dans l'échelle des espèces disposées selon leur besoin d'éclairement, *Pinus* est voisin de *Betula* et *Abies* de *Tilia*. Enfin, en troisième lieu, par la structure anatomique des feuilles, *Pinus* se rapproche d'*Abies* et *Betula* de *Tilia*. Par conséquent, en prenant ces quatre essences, nous avons ainsi deux couples d'espèces assez éloignées l'une de l'autre au point de vue systématique et rapprochées en ce qui concerne leur besoin d'éclairement ; c'est pourquoi les données obtenues pour un couple (par exemple pour les Conifères) peuvent être vérifiées par des expériences sur l'autre parce que chacun d'eux contient un représentant des plantes ombrophiles et un des plantes ombrophobes.

Entre les différentes espèces d'*Abies* j'ai choisi *Abies nobilis* à cause de ses aiguilles plus grandes et plus commodes pour manipuler.

I. EXPÉRIENCES A LA LUMIÈRE ARTIFICIELLE

Comme il est nécessaire de donner à la feuille la possibilité de fonctionner pendant longtemps (par exemple 10 h. et plus) sous la même intensité lumineuse, j'ai préféré, pour mesurer les degrés primitifs de l'énergie d'assimilation, me servir de l'éclairage artificiel plus facile à régler.

Ayant à ma disposition le gaz, je me suis servi d'un bec Auer ; la pression du gaz était uniformisée par un régulateur du système de M. Moitessier. Ce dernier était établi une fois pour toutes de telle manière que le gaz s'écoulait du gazomètre dans la lampe toujours sous la même pression = 25 mm. de la colonne d'eau. La lampe était placée dans une boîte de bois haute d'un mètre et ouverte par en haut. Dans une des parois latérales de la boîte était pratiquée une ouverture carrée occupée par un verre poli. Au dessus du verre, était fixé aux parois de la boîte un cadre de cuivre avec des rainures dans lesquelles glissaient, parallèlement l'une à l'autre et parallèlement à la lame de verre, deux planches de cuivre. Les bords latéraux de ces planches étaient découpés de manière à ce qu'on pût obtenir, suivant leur écartement, une série d'ouvertures carrées de 0 à 10 centimètres de côté par lesquelles passait la lumière. Pour que l'on pût connaître, chaque fois, la surface de l'ouverture, les bords des planches portaient une graduation (voir fig. 1). La lampe était placée (une fois pour toutes) de telle manière que la surface du verre poli fût éclairée aussi également que possible. On pouvait, en faisant varier le côté du carré limité par les planches de cuivre, utiliser la surface que l'on voulait du verre poli illuminé et par suite obtenir de cette manière la quantité de lumière, dont on avait besoin.

---

(1) Heyer Gust. : *Das Verhalten der Waldbäume gegen Licht und Schatten*, 1852, Erlangen.

Fischbach Carl v. : *Lehrbuch der Forstwissenschaft*, 1886, Berlin, p. 5.

Gayer Carl : *Der Waldbau*, 1898, Berlin, p. 32.

Le faisceau de lumière, ayant traversé le verre poli de la boîte, passait encore à travers une grande lentille plan-convexe (20 cent. de diamètre) placée de manière à ce que son centre se trouvât sur la même ligne horizontale que le centre de l'ouverture découverte du verre poli ; l'ouverture elle-même se trouvait dans le plan focal de la lentille. Cet arrangement permettait d'obtenir un faisceau cylindrique de rayons lumineux horizontaux distribués également sur la surface d'une coupe transversale du faisceau ; on pouvait facilement régler l'intensité du faisceau en augmentant ou en diminuant à volonté, au moyen des planches de cuivre, l'ouverture éclairante.

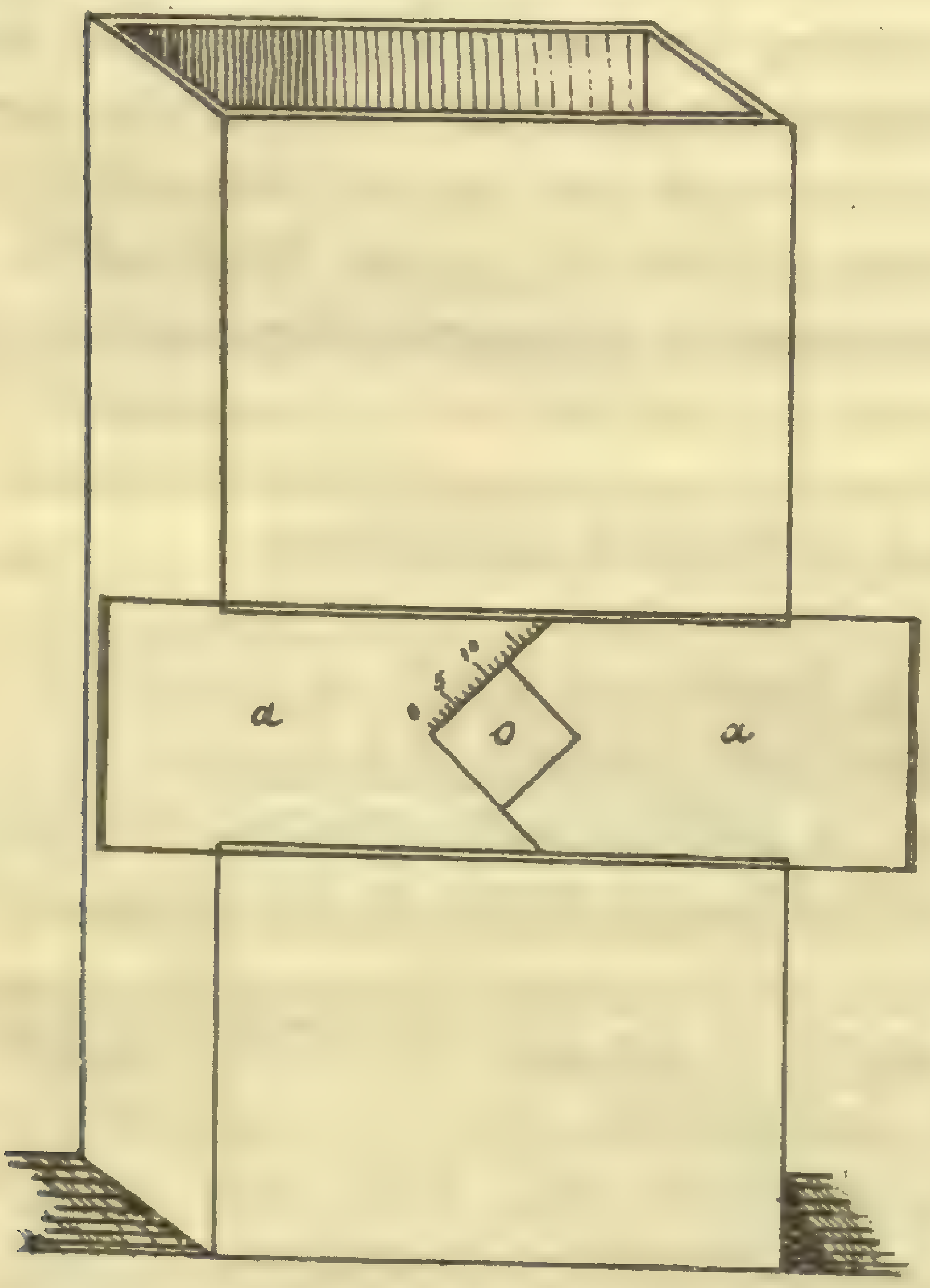


Fig. 1. — Boîte contenant le bec Auer : *o*, ouverture variable obtenue devant le verre poli par le jeu des deux lames de cuivre *a*, *a*.

Les éprouvettes avec les feuilles étaient posées sur une planche horizontale de bois, directement derrière la lentille ; cette planche était fixée de manière à ce que les feuilles se trouvassent au milieu du faisceau de rayons. Les places des éprouvettes étaient marquées une fois pour toutes, pour ne pas changer durant toutes les expériences.

. Tout l'appareil était disposé dans une chambre obscure aux murs peints en noir. Pour écarter les rayons de lumière, qui passaient par l'ouverture supérieure de la boîte où se trouvait la lampe et se réfléchissaient sur le plafond de la chambre, les éprouvettes avec les feuilles étaient recouvertes d'une boîte peinte en noir à l'intérieur, et ayant une ouverture seulement du côté où se trouvait la lentille.

Pour éclairer également la surface de la feuille par des rayons aussi perpendiculaires que possible, je plaçais les feuilles dans des éprouvettes plates employées au laboratoire de Fontainebleau.

Comme chaque expérience durait *de 8 à 16 heures*, j'ai préféré prendre des feuilles entières au lieu de morceaux de feuilles. Pour conserver la turgescence des tissus de la feuille pendant un temps si long j'ai fixé les pétioles des feuilles par de la cire au sommet de petits tubes de verres remplis d'eau. Les pétioles étaient plongés de sorte que la surface de la coupe se trouvât dans l'eau pendant toute l'expérience. Comme l'évaporation dans l'espace clos était très faible, j'ai pu me servir avec succès de ces petits tubes, même en expérimentant sur des feuilles pourvues de très petits pétioles comme en ont les feuilles d'*Abies*.

Toutes les expériences se faisaient dans une atmosphère artificielle composée d'un mélange d'air et de CO^2. Les éprouvettes étaient placées sur de petits cristallisoirs contenant du mercure, ce qui limitait le volume de l'atmosphère.

A la température de 20° et au-dessus, les parois des éprouvettes et la surface du mercure se couvrent à cause de la transpiration naturelle des feuilles d'une mince couche de gouttes d'eau. Aussi il n'y a pas lieu d'introduire dans les éprouvettes un peu d'eau pour recouvrir la surface du mercure, comme on le fait généralement afin de préserver les feuilles de l'influence nuisible des vapeurs mercurielles.

J'ai mesuré l'énergie d'assimilation en déterminant la différence dans l'augmentation de CO^2 entre les feuilles exposées à la lumière et des feuilles semblables disposées tout à fait de la même manière mais laissées à l'obscurité.

Comme l'influence retardatrice de la lumière sur la respiration est très faible, même à la lumière directe du soleil ou à la complète lumière diffuse ordinaire (1), on peut négliger cette action si l'on opère à un éclairement assez faible.

Pour conserver autant que possible l'identité de toutes les autres conditions, j'ai placé dans la même atmosphère que les feuilles éclairées les feuilles destinées à mesurer la respiration. La quantité de CO^2 dans le mélange gazeux était telle au début, qu'à la fin de l'expérience l'atmosphère où les feuilles avaient seulement respiré n'en contenait pas plus de 10 à 12 °/₀. Pour mesurer la respiration j'ai employé les éprouvettes cylindriques recouvertes de vernis japonais noir. Les feuilles recevaient dans toutes les expériences la même quantité de mélange gazeux, 10 centimètres cubes. Les analyses de gaz se faisaient au moyen de l'appareil de MM. Bonnier et Mangin.

Comme la respiration et l'assimilation étaient mesurées chez des feuilles différentes, la question de l'unité de comparaison (la surface de la feuille ou son poids) avait une grande importance pour moi. Les expériences préliminaires m'ont bientôt montré qu'il est préférable de peser les feuilles pour déterminer leur masse vivante, mais seulement à la condition que les feuilles comparées aient sensiblement même poids et même structure anatomique. C'est pourquoi dans mes expériences avec les Conifères j'ai pris chaque fois les aiguilles non seulement sur une même branche, mais aussi du même côté de la branche, c'est-à-dire des aiguilles sensiblement de la même surface s'étant développées dans des conditions identiques.

Le choix d'un matériel identique pour *Betula* et *Tilia* m'a été plus difficile à cause de la structure anatomique plus compliquée de leurs feuilles. C'est pourquoi il m'a fallu prendre des feuilles non seulement du même poids mais encore ayant des limbes sensiblement de la même surface. Il était encore souvent nécessaire de faire attention au développement des nervures, très variable chez différentes feuilles.

La marche générale des expériences a été la suivante : Pour les Conifères je prenais chaque fois quatre aiguilles de deux années du même poids (choisies auparavant d'après les règles que je viens d'indiquer), pour la respiration comme pour l'assimilation ; pour *Betula* et *Tilia* il suffisait de prendre chaque fois une seule feuille.

---

(1) G. Bonnier et L. Mangin : *Annal. d. Scienc. naturelles*, VI^e sér., t. 17, p. 281 ; t. 18, p. 353 ; 1884. VII^e sér., t. 3, p. 14 ; 1886.

Pour peser plus vite les feuilles vivantes je me contentais de l'approximation du milligramme.

Je déterminais d'abord l'intensité de lumière sous laquelle l'assimilation est nulle. Dans ce but je faisais une série d'expériences simultanées sur les feuilles de deux espèces (conifères et feuillus), en commençant par l'éclairement le plus fort (100 centimètres carrés de la surface éclairée du verre poli); puis je diminuais successivement l'intensité, jusqu'à ce que l'assimilation de l'espèce ombrophile devînt nulle. Dans chaque expérience, pour chaque espèce, je prenais deux quantités *égales* en poids et surface de feuilles vivantes dont l'une servait à mesurer la respiration, et l'autre, l'assimilation.

C'est à l'aide de ces expériences que j'ai déterminé pour chaque espèce trois points de la courbe de décomposition de CO^2 qui sont : le point du 0 et deux points suivants où l'intensité de lumière était successivement doublée. Pour vérifier et établir définitivement ces points, j'ai continué ces expériences par une série d'autres, faites séparément sur chaque espèce. Je prenais alors de quatre à cinq lots de feuilles vivantes, dont l'un servait à mesurer la respiration, et tous les autres, l'assimilation.

A côté des éprouvettes contenant les feuilles j'avais deux thermomètres, dont l'un était fixé dans une éprouvette noircie de vernis, l'autre dans une éprouvette transparente.

La température se mesurait seulement une fois à la fin de l'expérience, et je n'ai jamais pu constater entre les deux thermomètres une différence supérieure à 0°2. Quant à la température de la chambre où se faisaient les expériences, elle était assez constante et ne variait pendant toutes les expériences qu'entre 19° et 25°

La quantité de CO^2 dans le mélange gazeux ne variait pendant toutes les expériences qu'entre 4,36 et 7,45 en pour 100. Les lots de feuilles variaient pour le *Pinus*, entre 170 et 200 mg., pour l'*Abies*, entre 120 et 130 mg., pour le *Betula*, entre 120 et 230 mg., et pour le *Tilia*, entre 80 et 140 mg.

Je donne ici les résultats généraux des expériences et le calcul de l'assimilation pour 1 gr. de feuilles et une heure de temps, en supposant que la quantité du mélange gazeux reste la même, c'est-à-dire, 10 centimètres cubes. La quantité de CO^2 est calculée en pour 100 de cette quantité du mélange gazeux.

La surface du verre poli éclairé, en cent. carrés	***Pinus*** CO^2 décomposé, en pour 100		***Abies*** CO^2 décomposé, en pour 100	
	Données des analyses	Calculé pour 1 gr. de feuilles et 1 h. de travail	Données des analyses	Calculé pour 1 gr. de feuilles et 1 h. de travail
—	—	—	—	—
100	1,22	0,40	—	—
»	0,91	0,29	—	—
»	0,88	0,29	—	—
»	0,95	0,30	—	—
»	0,30	0,13	—	—
»	0,54	0,17	—	—
»	0,67	0,20	—	—
»	0,74	0,22	—	—
»	0,61	0,38	—	—
»	0,64	0,40	—	—
»	0,49	0,31	—	—
»	0,56	0,35	—	—
	moyenne 0,29			
49	0,49	0,17	—	—
»	0,48	0,17	—	—
»	0,70	0,24	—	—
»	0,60	0,21	—	—
»	1,04	0,32	—	—
»	1,10	0,34	—	—
»	1,21	0,38	—	—
»	1,19	0,37	—	—
»	0,58	0,18	—	—
»	0,55	0,17	—	—
»	0,49	0,14	—	—
»	1,46	0,41	—	—
»	1,43	0,40	—	—
»	0,92	0,26	—	—
	moyenne 0,27			
25	-0,12 (1)	-0,04	0,91	0,37
»	0,00	0,00	1,19	0,67
»	0,00	0,00	1,23	0,69
»	0,13	0,04	1,23	0,69
»	0,10	0,03	0,89	0,49
»	0,20	0,06	0,38	0,20
»	0,20	0,06	0,57	0,30
»	-0,34	-0,12	0,55	0,29
»	0,00	0,00	0,35	0,18
»	-0,05	-0,02		
»	0,14	0,03		
	moyenne + 0,03 et — 0,04		0,43	

---

(1) Le signe — montre que les feuilles éclairées ont dégagé plus de CO^2 que les feuilles à l'obscurité.

La surface du verre poli éclairé, en cent. carrés	***Pinus*** CO² décomposé, en pour 100		***Abies*** CO² décomposé, en pour 100	
	Données des analyses	Calculé pour 1 gr. de feuilles et 1 h. de travail	Données des analyses	Calculé pour 1 gr. de feuilles et 1 h. de travail
—	—	—	—	—
9	0,13	0,05	1,02	0,53
»	-0,10	-0,04	0,34	0,18
»	—	—	0,24	0,11
»	—	—	0,50	0,24
»	—	—	0,62	0,31
»	—	—	0,80	0,39
»	—	—	0,59	0,30
»	—	—	0,66	0,33
»	—	—	0,25	0,13
»	—	—	0,50	0,26
»	—	—	0,29	0,15
			moyenne 0,27	
4	0,00	0,00	-0,13	-0,07
»	—	—	-0,09	-0,05
»	—	—	0,00	0,00
»	—	—	0,00	0,00
»	—	—	-0,03	-0,02
»	—	—	0,06	0,03
»	—	—	0,03	0,02
»	—	—	-0,05	-0,01
»	—	—	-0,06	-0,03
			moyenne + 0,03 et — 0,03	
	Betula		***Tilia***	
100	0,57	0,48	—	—
»	0,88	0,49	—	—
»	0,42	0,24	—	—
»	0,70	0,39	—	—
»	0,53	0,30	—	—
»	0,86	0,68	—	—
»	0,94	0,74	—	—
»	0,64	0,54	—	—
»	0,88	0,68	—	—
	moyenne 0,50			
64	-0,33	-0,20	—	—
»	0,73	0,45	—	—
»	0,78	0,48	—	—
»	0,09	0,06	—	—
»	0,85	0,51	—	—
»	0,40	0,24	—	—
»	0,65	0,39	—	—
»	0,15	0,09	—	—
	moyenne + 0,31			

La surface du verre poli éclairé, en cent. carrés	*Betula* CO^2 décomposé, en pour 100		*Tilia* CO^2 décomposé, en pour 100	
	Données des analyses	Calculé pour 1 gr. de feuilles et 1 h. de travail	Données des analyses	Calculé pour 1 gr. de feuilles et 1 h. de travail
—	—	—	—	—
49	0,85	0,58	—	—
»	0,25	0,17	—	—
»	-0,04	-0,03	—	—
»	0,25	0,17	—	—
»	0,08	-0,07	—	—
»	1,17	0,70	—	—
»	1,21	0,72	—	—
»	-0,06	-0,03	—	—
»	-0,08	-0,05	—	—
»	0,63	0,50	—	—
»	-0,25	-0,21	—	—
»	-0,08	-0,07	—	—
»	0,65	0,50	—	—
	moyenne + 0,48 et — 0,07			
25	—	—	1,40	0,66
»	—	—	1,09	0,51
»	—	—	1,94	0,91
»	—	—	1,24	0,68
»	—	—	0,34	0,19
»	—	—	1,26	0,69
»	—	—	1,16	0,64
			moyenne 0,61	
9	—	—	1,06	0,54
»	—	—	0,94	0,48
»	—	—	0,27	0,14
»	—	—	0,91	0,47
»	—	—	1,07	0,54
»	—	—	0,37	0,19
			moyenne 0,39	
4	—	—	0,23	0,12
»	—	—	0,19	0,10
»	—	—	-0,27	-0,14
»	—	—	0,41	0,36
»	—	—	-1,00	-0,89
»	—	—	-0,09	-0,08
»	—	—	0,11	0,10
			moyenne + 0,17 et — 0,37	

En examinant les résultats des expériences on peut voir qu'à l'ouverture de 4 centimètres carrés aucune des espèces ne décompose encore de CO^2, quoique l'intensité de la lumière soit assez forte pour permettre de lire un livre. La différence entre les quantités de CO^2 dégagées par les feuilles à la lumière et à l'obscurité penche tantôt d'un côté, tantôt de l'autre. A une lumière environ deux fois plus grande, ouverture 9 centimètres carrés, on a pu constater, toutes les fois, pour l'*Abies* et le *Tilia*, l'absorption de CO^2 par les feuilles éclairées. A l'ouverture de 25 centimètres carrés ces deux espèces nous montrent un accroissement sensible d'énergie de l'assimilation, tandis que les feuilles de *Pinus* sous cet éclairement ne font que respirer.

Si l'on augmente encore l'éclairement en utilisant une ouverture de 49 centimètres carrés, le Pin assimile nettement ; le Bouleau fournit également quelques résultats du même genre mais certaines expériences sont beaucoup moins nettes, et il faut employer l'ouverture de 64 centimètres carrés pour que cette dernière essence ne laisse plus aucun doute.

Il est compréhensible que dans les conditions des expériences, l'assimilation n'a jamais été assez considérable pour compenser la respiration. Enfin je ferai remarquer que dans une expérience j'ai constaté l'injection par l'eau des lacunes aériennes de la feuille de *Betula*. Pour savoir si la durée de l'expérience (8 à 16 h.) n'influe pas sur l'énergie d'assimilation, j'ai fait l'expérience suivante : J'ai tenu d'abord les feuilles pendant quinze heures dans les mêmes conditions sous lesquelles se faisaient les expériences avec l'éclairement artificiel ; puis les feuilles étaient placées dans d'autres éprouvettes avec la même quantité et la même composition de gaz qu'auparavant (10 centimètres cubes de volume; $CO^2 = 5,18$ °/₀ et $O^2 = 19,63$ °/₀) et exposées pendant une demi-heure à la lumière diffuse ordinaire. L'absorption de CO^2 pendant une heure par 1 gr. de feuilles a été pour *Pinus* de 8,46 °/₀, pour *Abies* de 9,46 °/₀, pour *Tilia* de 12,22 °/₀ et pour *Betula* seulement de 1,60 °/₀. C'est pourquoi j'ai limité pour les autres expériences sur *Betula* la durée à huit heures, pendant laquelle l'injection ne se manifeste pas encore.

Les résultats que nous venons d'exposer nous donnent le droit de conclure, que les différentes plantes commencent la décomposition de CO^2 à des intensités lumineuses différentes, et que les plantes ombrophiles n'ont besoin, pour assimiler, que d'une intensité de lumière beaucoup plus faible que les plantes ombrophobes. Cette conclusion nous permet de parler de la sensibilité différente de l'appareil chlorophyllien chez différentes plantes.

En mesurant la sensibilité de cet appareil par l'intensité minima de lumière, sous laquelle commence le travail photochimique, nous pouvons dire, par exemple, à propos des plantes examinées, que l'appareil chlorophyllien d'*Abies* et *Tilia* est à peu près cinq fois plus sensible que celui de *Pinus* et *Betula*.

Ces résultats sont en contradiction directe avec l'opinion théorique, très répandue mais non vérifiée expérimentalement, que la courbe d'assimilation doit commencer avec le commencement de l'éclairement, c'est-à-dire que le 0 de la courbe de l'assimilation coïncide avec le 0 de la courbe d'intensité de lumière. C'est cette opinion qui a conduit M. Timiriazeff à tracer dans son Mémoire la partie de la courbe d'assimilation à partir du 0 d'éclairement, partie de courbe qui n'a pas été effectivement obtenue dans ses expériences.

Cependant cette idée est peu vraisemblable, même au point de vue théorique. Comme la décomposition de CO^2 est une réaction endothermique, il est compréhensible que la décomposition de chacune des molécules demande une quantité déterminée d'énergie. Chaque chloroplaste, pour commencer son travail, doit absorber d'abord la quantité d'énergie lumineuse qui est nécessaire pour décomposer une molécule de CO^2 au moins. Ceci montre clairement que, théoriquement, il est toujours possible de se représenter une intensité de lumière qui soit plus grande que 0 et pourtant insuffisante pour le travail chimique du chloroplaste.

Théoriquement, il est plus probable que l'énergie de lumière, absorbée par tout le corps du chloroplaste, ne se concentre pas dans un point, mais se distribue au contraire plus ou moins également par tout le chloroplaste et alors le commencement du phénomène de décomposition demande une intensité d'énergie de lumière suffisante pour permettre le travail chimique dans toutes les parties du chloroplaste.

Selon les moyens dont dispose le grain de chlorophylle pour absorber l'énergie, c'est-à-dire selon la quantité d'énergie qu'il peut prendre sous la même intensité générale de lumière à chaque moment donné, le commencement de la courbe d'assimilation sera plus proche ou plus éloignée du 0 d'éclairement.

Mes données expérimentales confirment ces conclusions théoriques. En effet nous avons vu que le commencement de la courbe de décomposition de CO^2 ne coïncide pas avec le commencement de l'éclairement et que la distance au 0 d'éclairement peut être très différente selon les qualités de la plante expérimentée.

En outre le travail chimique de la feuille est caractérisé par un saut rapide de 0 jusqu'à une quantité assez grande, qui n'augmente plus ensuite que lentement. Par exemple nous voyons que *Pinus* ne décompose pas de CO^2 sous l'éclairement de 25 centimètres carrés ; l'agrandissement de l'ouverture de 24 centimètres carrés donne tout de suite pour 1 gr. de feuilles et une heure de travail le chiffre de 0,27, tandis que l'augmentation ultérieure d'éclairement de 51 centimètres carrés ne donne que le chiffre 0,29. Ceci est encore plus visible pour *Abies* et *Tilia*. L'un et l'autre n'assimilent pas sous un éclairement de 4 centimètres carrés; l'agrandissement de l'ouverture de 5 centimètres carrés nous donne tout de suite les chiffres de 0,27 et 0,39 et qu'ensuite l'augmentation de l'éclairement de 16 centimètres carrés ne donne que les chiffres 0,43 et 0,61. Les feuilles ayant été, dans mes expériences, éclairées d'un côté, on peut expliquer le phénomène dont nous venons de parler de la manière suivante : quand l'intensité de la lumière atteint un degré suffisant pour commencer le travail photochimique, les chloroplastes de la couche supérieure de la feuille, qui se trouvent dans les mêmes conditions d'éclairement, commencent *en même temps* la décomposition de CO^2; c'est la cause du saut rapide que nous avons remarqué au commencement du travail photochimique. Quand il y a ensuite une nouvelle augmentation de l'éclairement, l'accroissement du travail dépend alors de beaucoup de conditions et peut par conséquent continuer avec une vitesse différente. Avec l'augmentation d'intensité de la lumière, les chloroplastes de la couche supérieure peuvent travailler plus énergiquement et les chloroplastes, se trouvant à l'intérieur et n'ayant pas agi auparavant à cause du manque de lumière, peuvent commencer leur action.

II. EXPÉRIENCES A LA LUMIÈRE NATURELLE DIFFUSE FAIBLE.

Pour déterminer l'intensité lumineuse à laquelle commence l'assimilation, il faut que l'expérience dure assez longtemps (de 8 à 16 heures) et vers la fin de l'expérience les feuilles peuvent se trouver dans des conditions anormales. En outre l'étude de la respiration et celle de l'assimilation doivent porter sur des feuilles différentes. C'est pourquoi j'ai résolu de vérifier les résultats généraux relatifs à la sensibilité des chloroplastes des diverses espèces par une série d'expériences faites dans d'autres conditions.

Il fallait choisir un degré d'intensité de lumière qui permît de constater l'assimilation dans un intervalle de temps assez court.

Cette intensité devait en même temps être assez faible pour permettre de remarquer l'influence de la sensibilité de l'appareil chlorophyllien.

Comme l'énergie de respiration des plantes, fonctionnant à la température de 19° à 20° pendant une heure, représente une grandeur facilement déterminable pour les lots de feuilles prises dans mes expériences, j'ai essayé de déterminer l'intensité de lumière suffisante pour que l'assimilation compensât la respiration. Les recherches comparatives pour déterminer cette intensité avaient encore un autre intérêt. Les observations oecologiques que nous trouvons dans la bibliographie forestière nous montrent que les espèces ombrophobes, comme *Pinus* et *Betula*, ont un feuillage moins dense que les espèces ombrophiles telles qu'*Abies* et *Tilia*. On peut par conséquent penser que les feuilles des espèces ombrophiles peuvent fonctionner sous un éclairage plus faible dans l'intérieur du feuillage.

On sait que la feuille, privée de la possibilité d'assimiler CO^2, meurt; c'est pourquoi il m'a paru intéressant de déterminer l'intensité minima de lumière sous laquelle la feuille peut encore exister, c'est-à-dire l'intensité sous laquelle l'assimilation ne fait que compenser la respiration. Les recherches comparatives peuvent montrer s'il y a différence sous ce rapport entre les plantes ombrophiles et les plantes ombrophobes.

Les changements dans les conditions des expériences étaient les suivants. Les éprouvettes avec les feuilles se plaçaient dans une longue boîte (1 m. de longueur) ouverte vers le sud. L'éclairement était réglé au moyen d'un écran de manière à ce que la lumière, tombant dans l'ouverture de la boîte se reflétât auparavant d'un ciel pur. Pour conserver la même température j'ai posé à l'intérieur de la boîte de bois une autre petite boîte, en zinc à doubles parois, entre lesquelles circulait de l'eau. Il manquait deux parois à cette boîte : l'une du côté de l'ouverture de la boîte de bois, et l'autre du côté opposé. Les éprouvettes avec les feuilles se plaçaient sur le fond de la boîte de bois à différentes distances de l'ouverture et se couvraient avec la boîte de zinc. Près des éprouvettes se trouvait un thermomètre.

Je prenais pour chaque expérience des feuilles des quatre espèces étudiées, les pesais et les exposais simultanément pendant une heure à la même distance de l'ouverture de la grande boîte. Puis les feuilles étaient transportées dans d'autres éprouvettes recouvertes de papier noir et restaient pendant une heure à la même place dans la boîte, et alors elles respiraient sans assimiler. Je prenais pour l'assimilation comme pour la respiration le même volume (10 c.c.) de mélange gazeux de la même composition.

L'analyse des gaz dans ces conditions me permettait de déterminer complètement l'assimilation et la respiration les mêmes feuilles.

Pour régler l'éclairement je changeais la hauteur de l'ouverture de la grande boîte, mais sa largeur restait toujours la même, 31 centimètres.

Parmi la série des expériences préliminaires faites pour déterminer l'intensité de lumière sous laquelle l'assimilation égala à peu près la respiration je citerai une expérience intéressante parce qu'elle a été faite avec un éclairement assez faible. J'ai déterminé par les analyses de gaz, le changement de la quantité de CO^2 seulement. La hauteur de l'ouverture de la boîte de bois était de 19 centimètres et la hauteur des éprouvettes, 10 centimètres.

On voit clairement par cette expérience que les plantes ombrophiles assimilent plus énergiquement sous un faible éclairement que les plantes ombrophobes. Ce tableau nous montre que de toutes les espèces, pour *Betula* seulement, à la hauteur de l'ouverture de 19 centimètres et à la distance de 7 décimètres de l'ouverture, l'assimilation est égale à la respiration ; c'est pourquoi j'ai essayé

NATURE des PLANTES	Quantités de CO^2 et O^2 dans le mélange gazeux, en pour cent	Poids de feuilles, en milligr.	Distance de l'ouverture, en décim.	Température	Respiration		Assimilation		
					CO^2 dégagé, en pour cent	CO^2 dégagé calculé pour un gr. de feuilles	CO^2 absorbé, en pour cent	CO^2 absorbé, calculé pour un gr. de feuilles	Somme de CO^2 décomposé par un gr. de feuilles
Pinus	$CO^2 = 4{,}52$	260	7	22°	0,28	1,08	0,19	0,74	1,82
Abies		125	»	»	0,10	0,80	0,40	3,20	4,00
Betula	$O^2 = 19{,}66$	210	»	»	0.51	2,43	-0,03	-0,14	2.29
Tilia		140	»	»	1,25	1,80	0,37	2,64	4,44

de répéter ces expériences avec une hauteur d'ouverture moins grande. Les résultats de ces expériences sont donnés dans le tableau de la page suivante.

La hauteur de l'ouverture de la grande boîte a été réduite à 12 centimètres. La durée de l'expérience était de deux heures ; une pour l'assimilation et une pour la respiration des mêmes feuilles.

Le calcul de CO^2 a été fait comme auparavant en pour 100 de 10 c.c. de mélange gazeux pour 1 gr. de feuilles et une heure de travail.

Pour rendre la comparaison possible, les expériences à la même distance de l'ouverture se faisaient aux mêmes heures de la journée et les feuilles se plaçaient dans les éprouvettes à peu près à la même hauteur du fond du cristallisoir.

Des essais faits sur des bandes de papier photographique, placées dans des éprouvettes plates à diverses distances de l'ouverture de la boîte, ont montré que dans la partie de devant de la boîte jusqu'à 4 décimètres à peu près, les rayons de lumière se distribuent inégalement à des hauteurs différentes dans la boîte ; l'intensité augmente dans la direction de haut en bas. Mais vers l'intérieur de la boîte, cette différence diminue rapidement, et à la distance de l'ouverture et à la hauteur où se trouvaient les feuilles pendant les expériences, je n'ai pas remarqué de différence de coloration du papier dans le sens vertical.

Si nous prenons la moyenne de trois expériences faites à chaque degré d'éclairement, nous aurons les chiffres suivants de dégagement et d'absorption de CO^2 en pour 100 (de 10 c.c. de mélange gazeux) pour un gramme de feuilles et une heure de travail.

I. — Rayons du soleil inclinés.

Nos des expériences	Composition du mélange gazeux		Durée de l'expér. en minutes	Température	PINUS			ABIES			BETULA			TILIA		
	CO^2 en °/o	O^2 en °/o			Poids de feuilles, en milligr.	CO^2 absorbé, en pour 100	CO^2 absorbé, calculé pour 1 gr. de feuilles	Poids de feuilles, en milligr.	CO^2 absorbé, en pour 100	CO^2 absorbé, calculé pour 1 gr. de feuilles	Poids de feuilles, en milligr.	CO^2 absorbé, en pour 100	CO^2 absorbé, calculé pour 1 gr. de feuilles	Poids de feuilles, en milligr.	CO^2 absorbé, en pour 100	CO^2 absorbé, calculé pour 1 gr. de feuilles
55	5,18	19,63	15	21 $^1/_2$	280	3.58	51,20	135	1,77	52,44	248	4,58	73,68	250	5,18	82.88
56	»	»	15	20 $^1/_2$	300	1,64	21,84	118	1,01	34,24	235	2,98	50,72	230	3,20	55,64
57	7,45	19,12	15	25							225	4,01	71,28	178	2,84	64,00
58	»	»	20	25 $^1/_2$							220	5,62	76,65	170	4,10	72,33
59	4,36	19,80	20	32 $^1/_2$	200	3,88	58,20	120	1,90	47,49						
60	»	»	20	32	200	3,76	56,40	120	2,66	66,48						
61	»	»	20	33 $^1/_2$	220	4.00	54,54	120	2,32	57,99						
62	»	»	20	27 $^1/_2$	200	3,75	56,25	120	2,40	60,00						
	II. — Rayons du soleil perpendiculaires.															
63	5,18	19,63	15	25	355	5,18	58,40	140	1,75	50,00	210	4,82	91,80	210	4,07	77.52
64	»	»	15	26 $^1/_2$	230	3,35	58,24	132	1,48	35,76	200	3,83	76,60	195	1,48	30,40
65	»	»	15	25 $^1/_2$	230	3,97	69,04	130	1,00	30,76	230	4,70	81,72	210	4,57	87,04
66	»	»	15	25 $^1/_2$	260	4,18	64,28	115	1,18	41.04	195	3,01	61,72	170	0,33	7,76
67	»	»	15	25	260	2.72	41,84	150	1,18	41,04	270	5,18	76.72	220	0,64	11,64
68	»	»	15	27	360	4.42	49,20	130	1,05	32,40	280	4,59	65,56	235	2,64	44,92

Distance de l'ouvert. en décim.	PINUS		ABIES		BETULA		TILIA	
	Respiration	Assimilation	Respiration	Assimilation	Respiration	Assimilation	Respiration	Assimilation
5	1,23	1,84	1,22	3,78	2,52	2,43	1,98	3,79
6	1,06	1,27	0,83	3,36	2,41	1,82	1.93	3,56
7	0,99	0,59	1,02	3,04	2,29	0,76	2,07	2,32
	Moyenne 1,09		Moyenne 1,02		Moyenne 2,41		Moyenne 1,99	

Ces chiffres, comme nous le voyons, confirment les données des expériences faites avec l'éclairement artificiel : l'assimilation est plus considérable chez *Abies* que chez *Pinus*, chez *Tilia* que chez *Betula*.

Comme la température pendant toutes ces expériences ne variait que dans les limites de un degré, entre 19° 1/2 et 20° 1/2, et que la composition du mélange gazeux restait la même, on peut prendre pour la respiration sans faire une grande faute, la moyenne générale de toutes les expériences.

Les chiffres pour *Pinus* et *Abies* dans ce cas sont presque identiques, tandis que l'énergie d'assimilation à la distance de 5 décimètres est deux fois moindre pour la première espèce que pour la seconde ; à une distance un peu supérieure à 6 décimètres, l'assimilation égale la respiration pour *Pinus*, tandis que, pour *Abies*, elle est environ le triple, même à la distance de 7 décimètres. A cette distance, l'assimilation d'*Abies* est d'environ cinq fois celle de *Pinus*.

Le même fait peut être constaté pour *Betula* et *Tilia* : pour la première espèce, l'assimilation égale la respiration à la distance de 5 décimètres seulement, tandis que pour la seconde l'assimilation surpasse la respiration même à la distance de 7 décimètres ; et à cette dernière distance l'assimilation du Tilleul est le triple de celle du Bouleau.

Le calcul, dans le cas examiné, a été fait pour une unité de poids de la feuille vivante. Or, les feuilles correspondant à un même poids, de *Betula* et de *Tilia*, ont des surfaces peu différentes; il en est de même de celles d'*Abies* et de *Pinus* comparées entre elles. Les différences observées dans l'intensité de l'assimilation ne peuvent donc pas être expliquées par la différence de la surface des feuilles, correspondant à la même unité de poids.

La cause, par conséquent, ne peut être que la différence dans la sensibilité de l'appareil chlorophyllien. Pour chaque couple de plantes elle se manifeste le plus clairement sous la plus faible intensité de lumière (à la distance de 7 décimètres); puis cette différence s'affaiblit peu à peu.

Au point de vue oecologique il est intéressant de constater que les expériences ci-dessus nous donnent la possibilité de disposer, en quelque sorte, les plantes étudiées en rangée selon leur besoin d'éclairement. En prenant l'intensité de lumière sous laquelle l'assimilation égale la respiration comme le minimum nécessaire pour l'existence de la feuille, nous voyons que la plus exigeante sous ce rapport c'est le Bouleau, puis le Pin, le Tilleul, et enfin le Sapin.

III. Expériences a la lumière diffuse forte et au soleil direct.

Les expériences décrites plus haut ayant mis en évidence la différence dans l'énergie assimilatrice pour les espèces ombrophiles et les espèces ombrophobes sous une même intensité de lumière faible, il m'a paru intéressant de faire une recherche comparative sous un éclairement plus intense. Dans ce but, j'ai fait en premier lieu quelques expériences avec de la lumière diffuse ordinaire tombant d'un côté, en exposant les éprouvettes avec les feuilles tout à fait à l'ouverture de la boîte de bois décrite. Cette fois la respiration n'était pas mesurée et, dans chaque expérience, les feuilles exposées simultanément ne se rapportaient qu'à deux espèces. Sous tous les autres rapports les conditions étaient les mêmes que pour la seconde série d'expériences décrites plus haut. Chaque expérience durait une heure, et, pour que la comparaison fût possible, les expériences se faisaient aux mêmes heures de la journée sous un ciel pur.

Le tableau qui suit renferme les résultats des expériences; la quantité de CO^2 absorbée est calculée comme auparavant pour 1 gr. de feuilles. Dans le mélange gazeux employé pour les expériences sur *Pinus* et *Abies*, $CO^2 = 4,36$ °/o et O^2 19,80 °/o, et pour les expériences sur *Betula* et *Tilia*, $CO^2 = 7,45$ °/o, $O^2 = 19,12$ °/o.

N^os des expériences	Température	PINUS			ABIES		
		Poids de feuilles, en milligr.	CO^2 absorbé, en pour 100	CO^2 absorbé, calculé pour 1 gr. de feuilles	Poids de feuilles en milligr.	CO^2 absorbé, en pour 100	CO^2 absorbé, calculé pour 1 gr. de feuilles
49	24,5	200	2,20	11,00	120	1,48	12,33
50	27	200	2,53	12,65	120	1,86	15.50
51	26	220	2,41	10.95	120	1,18	9,83
52	24	200	2,80	14,00	120	2,18	18,16
		BETULA			TILIA		
53	21,5	220	6,73	30,59	170	6,72	39,53
54	19,5	188	5,76	30,63	180	5,86	32.55
			5,75	30,60			

Si l'on prenait les moyennes de ces chiffres on obtiendrait pour 1 gr. de feuilles et une heure de travail les quantités suivantes de CO^2 absorbées en pour 100 (de 10 c.c. d'atmosphère). *Pinus* = 11,65; *Abies* = 13,95; *Betula* = 30,60; *Tilia* = 36,04.

Ces chiffres nous montrent clairement que 1 gr. de feuilles vivantes de *Betula* et de *Tilia* d'une part décompose sous la lumière diffuse beaucoup plus de CO^2 que 1 gr. de *Pinus et d'Abies* d'autre part. En même temps l'espèce ombrophile de chaque série de deux plantes assimile plus énergiquement que l'espèce ombrophobe. Il est cependant intéressant de constater que cette différence n'est pas aussi grande qu'on aurait pu le supposer d'après la différence observée à un éclairement beaucoup plus faible. Je donne ici (*p. 28*) un tableau montrant les quantités moyennes de CO^2 absorbées par 1 gr. de feuilles pendant une heure dans toutes les expériences avec la lumière diffuse.

Pour établir la marche des courbes d'assimilation sous l'action d'une radiation plus forte et l'influence de l'angle sous lequel les rayons tombent sur la surface de la feuille, j'ai fait une série

Distance de l'ouverture, en décim.	PINUS	ABIES	BETULA	TILIA
0	11,65	13,95	30,60	36,04
5	1,84	3,78	2,43	3,79
6	1,27	3,36	1,82	3,56
7	0,59	3,04	0,76	2,32

d'expériences avec la lumière directe du soleil. En vue d'empêcher un échauffement trop fort, j'ai placé les éprouvettes avec les feuilles dans un vase où circulait de l'eau. Le niveau de cette eau atteignait les bords des cristallisoirs ; ceci était suffisant pour que la température des éprouvettes ne surpassât pas 34°C. Toutes les expériences étaient faites entre dix heures et midi.

Dans une série d'expériences les éprouvettes étaient fixées verticalement, tandis que dans l'autre elles étaient penchées de manière à ce que les rayons du soleil tombassent à peu près perpendiculairement à la surface de la feuille. Comme chaque expérience durait de 15 à 20 minutes, la respiration n'était pas mesurée séparément. Dans le tableau suivant, je donne les résultats des expériences et des calculs de CO^2 absorbé par 1 gr. de feuille en une heure de travail en pour 100 de 10 c.c. d'atmosphère.

En prenant les moyennes de ces chiffres, nous aurons pour 1 gr. de feuilles et une heure de travail les quantités relatives suivantes de CO^2 absorbé :

	PINUS	ABIES	BETULA	TILIA
I	49,74	53,10	68,08	68,71
II	56,83	38,50	75,69	43,21

En examinant ces moyennes, nous voyons que *l'énergie de l'assimilation pour les plantes ombrophobes augmente jusqu'à la limite extrême de la radiation normale du soleil. Quant aux espèces ombrophiles, elles ont un optimum de travail bien prononcé et correspondant à une position de la surface de la feuille inclinée par rapport aux rayons directs du soleil.*

L'accroissement de l'énergie d'assimilation jusqu'aux limites extrêmes d'insolation normale a déjà été constaté par M. Famintzine pour *Calamagrostis* sp. (1). Malheureusement l'auteur n'a pas nommé l'espèce; mais si cette dernière est, comme il paraît le plus vraisemblable, *C. Epigeios*, une graminée ombrophobe très répandue, mes expériences confirment les données de M. Famintzine.

En ce qui concerne l'influence de l'angle sous lequel tombent les rayons de lumière, il faut dire qu'elle a déjà été remarquée par Wolkoff. Dans son article cité précédemment, ce physiologiste indique en outre que l'angle sous lequel tombent les rayons a une grande influence sur le phénomène du dégagement des bulles de gaz par les plantes aquatiques. Cependant Wolkoff ne donne pas les chiffres. Tous les autres savants cités n'ont pas fait attention à l'influence qu'exerce, dans de certaines limites, l'obliquité de la lumière.

Cependant, même à priori, on peut croire que les changements de cet angle doivent influer non seulement sur la quantité générale des rayons de lumière tombant sur la surface de la feuille, mais encore sur la quantité de rayons distribués dans le parenchyme. Cette dernière influence de l'inclinaison des rayons peut être très variée, parce qu'elle dépend de la structure anatomique de la feuille.

Le rôle important de cette structure sur la marche du travail photochimique est bien visible d'après les moyennes que nous venons de citer. Nous voyons que l'énergie d'assimilation, en passant de l'éclairement diffus à la lumière directe du soleil, devient quatre fois plus forte chez les espèces de Conifères étudiées tandis que chez le Bouleau et le Tilleul elle ne devient que deux fois plus grande.

Les coupes transversales des feuilles nous font bien comprendre que les divers chloroplastes d'une feuille éclairée d'un seul côté, se trouvent dans des conditions très différentes sous le rapport de l'éclairement, et que leur travail ne peut pas par conséquent être quantitativement identique. C'est pourquoi, en expérimentant sur le tissu compliqué de la feuille et en déterminant la courbe de son action photochimique, nous ne pouvons jamais identifier cette courbe avec celle du travail d'un seul chloroplaste. Nous ne pouvons tirer que quelques conclusions indirectes sur l'action de ce dernier.

---

(1) *L. c.*

C'est pour cela que le croisement des courbes d'assimilation obtenu dans mes expériences avec l'insolation directe du soleil devient particulièrement intéressant. L'optimum du travail des feuilles d'*Abies* et de *Tilia* sous les rayons inclinés du soleil correspond visiblement au maximum du travail de la plupart des chloroplastes.

L'abaissement de la courbe du travail sous les rayons perpendiculaires du soleil peut être expliqué de différentes manières. En premier lieu il est possible que nous ayons aussi un optimum dans la courbe du travail d'un seul chloroplaste. En second lieu l'abaissement de l'énergie de l'assimilation peut provenir de l'influence nuisible de la lumière intense sur une partie des chloroplastes qui cessent d'agir, tandis que dans les parties plus profondes du parenchyme le travail peut continuer avec autant ou même plus d'énergie.

Je n'ai pas remarqué que les feuilles de Sapin et de Tilleul aient pâli pendant les expériences avec les rayons perpendiculaires du soleil. Les études microscopiques des feuilles mises tout de suite après l'expérience dans l'alcool absolu n'ont pas montré de changement sensible dans la distribution des chloroplastes.

Mais je n'ai cependant pas assez de données pour choisir comme positivement vraie l'une des deux explications possibles indiquées.

L'augmentation de l'énergie d'assimilation jusqu'à la limite extrême d'insolation normale pour les espèces ombrophobes montre que le maximum du travail de la plupart des chloroplastes des feuilles de ces espèces exige une intensité de lumière beaucoup plus grande que celle qui est nécessaire aux plantes ombrophiles.

Si l'on considère la ressemblance dans la structure anatomique des feuilles de *Pinus* et d'*Abies*, et presque l'identité dans la structure de celles de *Betula* et de *Tilia*, ce fait ne peut être suffisamment expliqué que par la différence qualitative des chloroplastes de chaque couple des espèces nommées.

En partant de la sensibilité différente des chloroplastes nous avons le droit de conclure, que les chloroplastes, plus sensibles, des plantes ombrophiles n'exigent, pour atteindre leur maximun d'action, qu'une intensité de lumière beaucoup plus faible que les chloroplastes, moins sensibles, des espèces ombrophobes.

Ce fait intéressant par lui-même nous amène à la question de la cause première de la sensibilité différente des chloroplastes. Le rôle de la chlorophylle comme sensibilisatrice de l'énergie lumineuse ayant été presque démontré, la première idée qui puisse nous venir c'est celle de la quantité inégale de la chlorophylle dans les chloroplastes des différentes plantes. Supposons par exemple que les chloroplastes d'*Abies* et de *Tilia* contiennent respectivement plus de chlorophylle que ceux de *Pinus* et de *Betula*, la plus grande sensibilité des premiers peut alors être facilement expliquée. La concentration plus grande du pigment permet de commencer la décomposition de CO^2 sous une intensité de lumière plus faible et d'arriver plus vite au maximum de travail.

IV. SPECTRES D'ABSORPTION DE LA CHLOROPHYLLE DES PLANTES ÉTUDIÉES

Pour vérifier cette supposition, ou du moins pour faire un pas en avant vers la solution de la question, j'ai fait une étude spectroscopique comparative.

Comme la respiration d'un gramme de feuilles vivantes d'*Abies* est égale ou un peu plus faible que celle de *Pinus*, et qu'entre *Betula* et *Tilia* il existe le même rapport, on peut croire que nous avons dans chacune de ces séries de deux espèces, pour une unité de poids des feuilles, des quantités égales ou presque égales de protoplasme. Cette considération, ainsi que la ressemblance de la structure anatomique des feuilles, nous fait penser que les quantités de chloroplastes pour 1 gr. de feuilles dans chaque paire d'espèces sont à peu près égales. Par conséquent, si nous trouvions par exemple qu'un gramme de feuilles des plantes ombrophiles contient plus de chlorophylle qu'un gramme de feuilles des plantes ombrophobes, notre supposition de concentrations différentes du pigment gagnerait en vraisemblance.

En partant de ces considérations, j'ai pris un gramme de feuilles vivantes de chaque plante examinée, et j'en ai préparé des solutions alcooliques de chlorophylle avec la même quantité d'alcool. Les feuilles étaient finement coupées dans un mortier avec une petite quantité d'alcool et broyées jusqu'à l'extraction complète de la chlorophylle. Les extraits obtenus étaient ensuite mesurés et j'ajoutais dans chacun de l'alcool à 96° jusqu'à 30 c.c. pour chaque gramme de feuilles.

Immédiatement après être préparés, les extraits étaient étudiés au moyen d'un spectroscope Hoffmann dans un même petit vase aux parois parallèles. En mesurant les raies d'absorption j'ai obtenu les chiffres suivants :

Tilia : L'absorption est complète de 21 à 33 et de 135 jusqu'à la fin du spectre ; partielle de 20 à 21 ; de 30 à 35 ; de 44 à 50 ; de 64 à 71 ; de 123 à 135.

Betula : L'absorption est complète de 22 à 32 et à partir de 140 ; partielle de 21 à 22 ; de 32 à 35 ; de 43,5 à 49,5 ; de 65 à 70 ; de 128 à 140.

Abies : L'absorption est complète de 24 à 30 et à partir de 215 ; partielle de 23 à 24 ; de 30 à 33 ; de 125 à 215.

Pinus : L'absorption est complète de 24 à 29 et à partir de 220 ; partielle de 23 à 24 ; de 29 à 32 ; de 130 à 220 (v. pl. 11).

Nous voyons ainsi que la concentration de la chlorophylle de *Betula* et de *Tilia* surpasse considérablement celle d'*Abies* et de *Pinus*. Ceci correspond à la plus grande énergie d'assimilation des deux premières espèces pour une unité de poids. En outre la concentration de la chlorophylle dans les plantes ombrophobes, comme le Bouleau et le Pin, est plus faible que celle des plantes ombrophiles, comme le Tilleul et le Sapin. Par conséquent la supposition que nous avons faite plus haut devient vraisemblable. Comme la différence entre les spectres d'*Abies* et de *Pinus*, de *Tilia* et de *Betula* n'est pas grande relativement, je ne puis pas lui attribuer de signification définitive. Mais en tous cas il me semble que des recherches détaillées dans cette direction donneraient des résultats intéressants. C'est à eux de démontrer si la différence que j'ai trouvée dans les spectres ne dépend que des différents degrés de concentration de la chlorophylle, ou bien de la différence qualitative du pigment.

Il est intéressant de remarquer que les plantes que j'ai étudiées ont des chloroplastes très différents sous le rapport de la taille. Les dessins des chloroplastes faits au même grossissement (v. pl. 10, fig. 1, 2, 3, 4) nous montrent que les plantes ombrophobes ont des chloroplastes beaucoup plus petits que les plantes ombrophiles. Il est possible que la grandeur des chloroplastes ait aussi un certain rapport avec la marche de la courbe d'assimilation de la feuille.

Pour représenter à l'œil les résultats obtenus dans mes expériences je donne ici (v. pl. 11) des courbes dont les ordonnées représentent les quantités de CO^2 absorbées par 1 gr. de feuilles pendant une heure de travail. Les intensités de la lumière sont représentées sur l'axe des abscisses. Les parties de cet axe, représentant les intensités de la lumière diffuse ordinaire et de la lumière directe du soleil, ne sont pas, à cause de l'absence des données nécessaires, en continuité immédiate l'une de l'autre pas plus qu'elles ne continuent immédiatement la portion qui représente les intensités du bec Auer. C'est pourquoi mes courbes ne peuvent pas servir comme courbes complètes de la marche de l'assimilation.

Pour ne pas faire la planche trop grande, j'ai diminué de 25 fois les ordonnées des parties des courbes correspondant à la lumière diffuse forte ainsi qu'à la lumière directe du soleil.

CONCLUSIONS

En examinant les résultats de toutes mes expériences j'arrive aux conclusions suivantes :

1° La courbe du travail photochimique est déterminée, à la fois, par la structure anatomique de la feuille et par les qualités spécifiques de ses chloroplastes ;

2° L'influence de la structure anatomique se manifeste surtout pour les périodes d'éclairement moyen, au soleil. Entre les espèces étudiées, le Tilleul et le Bouleau ont, à ces intensités lumineuses, des assimilations beaucoup plus considérables, par unité de poids de feuilles, que le Sapin et le Pin ;

3° L'influence des qualités spécifiques des chloroplastes prédomine, au contraire, à un éclairement ou très faible ou très intense. *Les espèces ombrophiles* (Tilleul et Sapin) *commencent à manifester le phénomène de l'assimilation à des lumières d'intensités plus faibles que les espèces ombrophobes* (Bouleau et Pin). Puis, chez les deux groupes de plantes citées, l'assimilation est de plus en plus grande à mesure que l'intensité de la lumière augmente. *Mais pour les intensités les plus fortes, les plantes ombrophiles se distinguent de nouveau des plantes ombrophobes ; car alors leur assimilation diminue, tandis que celle des autres continue à augmenter ;*

4° L'étude microscopique des feuilles a montré que les grains de chlorophylle des plantes ombrophiles sont d'une dimension notablement plus grande que celle des plantes ombrophobes;

5° Les spectres d'absorption des dissolutions alcooliques comparables de chlorophylle pour les quatre espèces citées montrent des différences importantes. En comparant les spectres et les courbes d'énergie de l'assimilation sous l'éclairement solaire moyen, on constate une concordance entre la concentration du pigment et l'énergie de décomposition de CO^2. Il est possible que le pigment des grains de chlorophylle chez les plantes ombrophiles soit plus concentré que chez les plantes ombrophobes, et que cette concentration soit un des caractères spécifiques qui détermine la marche de l'assimilation à la lumière très faible ou très intense;

6° Les termes oecologiques *ombrophobie* et *ombrophilie* peuvent être considérés, au point de vue de la décomposition du gaz carbonique, comme correspondant à des phénomènes réels. *Les feuilles des plantes ombrophobes ont besoin d'un éclairement plus intense que les feuilles des plantes ombrophiles, pour compenser les dépenses de la respiration.*

EXPLICATION DES PLANCHES

Planche 10.

Grandeur comparée des chloroplastes : fig. 1, Pin silvestre; fig. 2, Bouleau ; fig. 3, Tilleul ; fig. 4, Sapin noble.

Toutes ces figures ont été dessinées à un même grossissement. (Microscope Seibert, objectif à immersion 1/12, oculaire II).

Planche 11.

En haut, courbes d'assimilation à des intensités lumineuses croissantes, les ordonnées représentent les quantités de gaz carbonique en pour 100 de 10 centimètres cubes du mélange gazeux, absorbées par 1 gramme de feuille en une heure. (On voit qu'a droite l'échelle des ordonnées est 25 fois plus faible qu'à gauche). — En bas, spectres comparés des dissolutions de chlorophylle de Tilleul, Bouleau, Sapin et Pin.

---

450 — Lille, imp. Le Bigot Frères.

Le Gérant, Th. Clerquin.

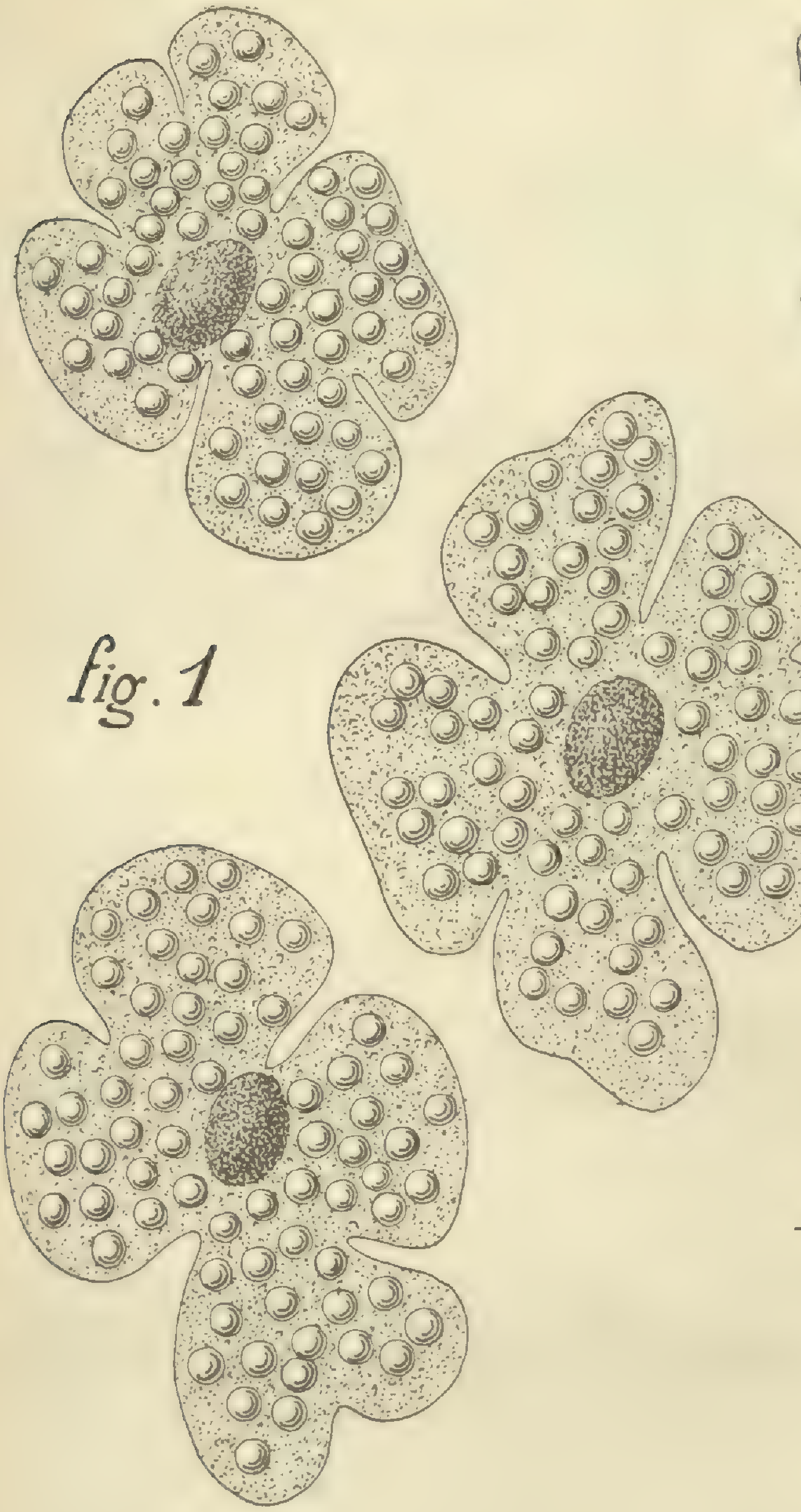


fig. 1

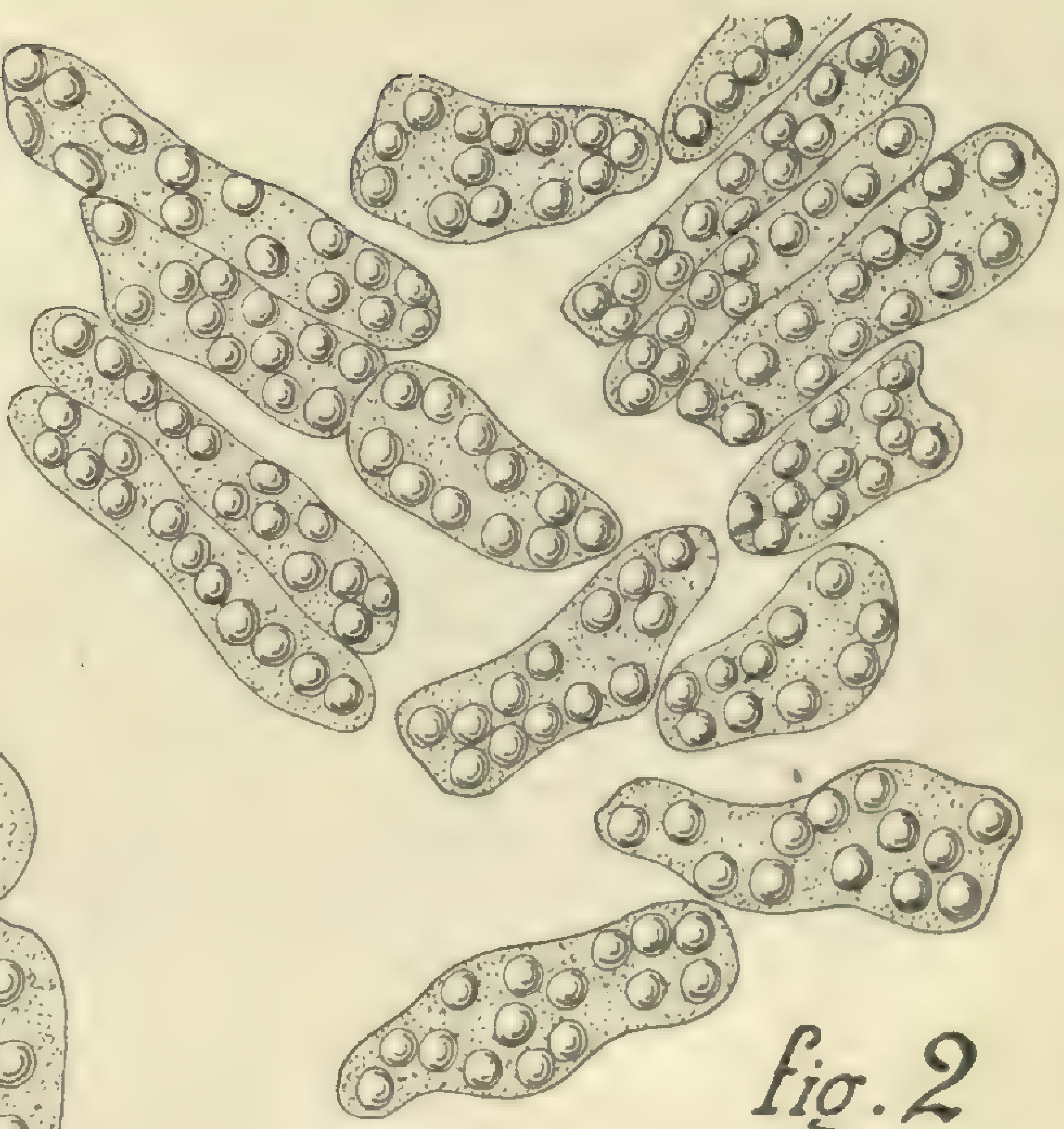
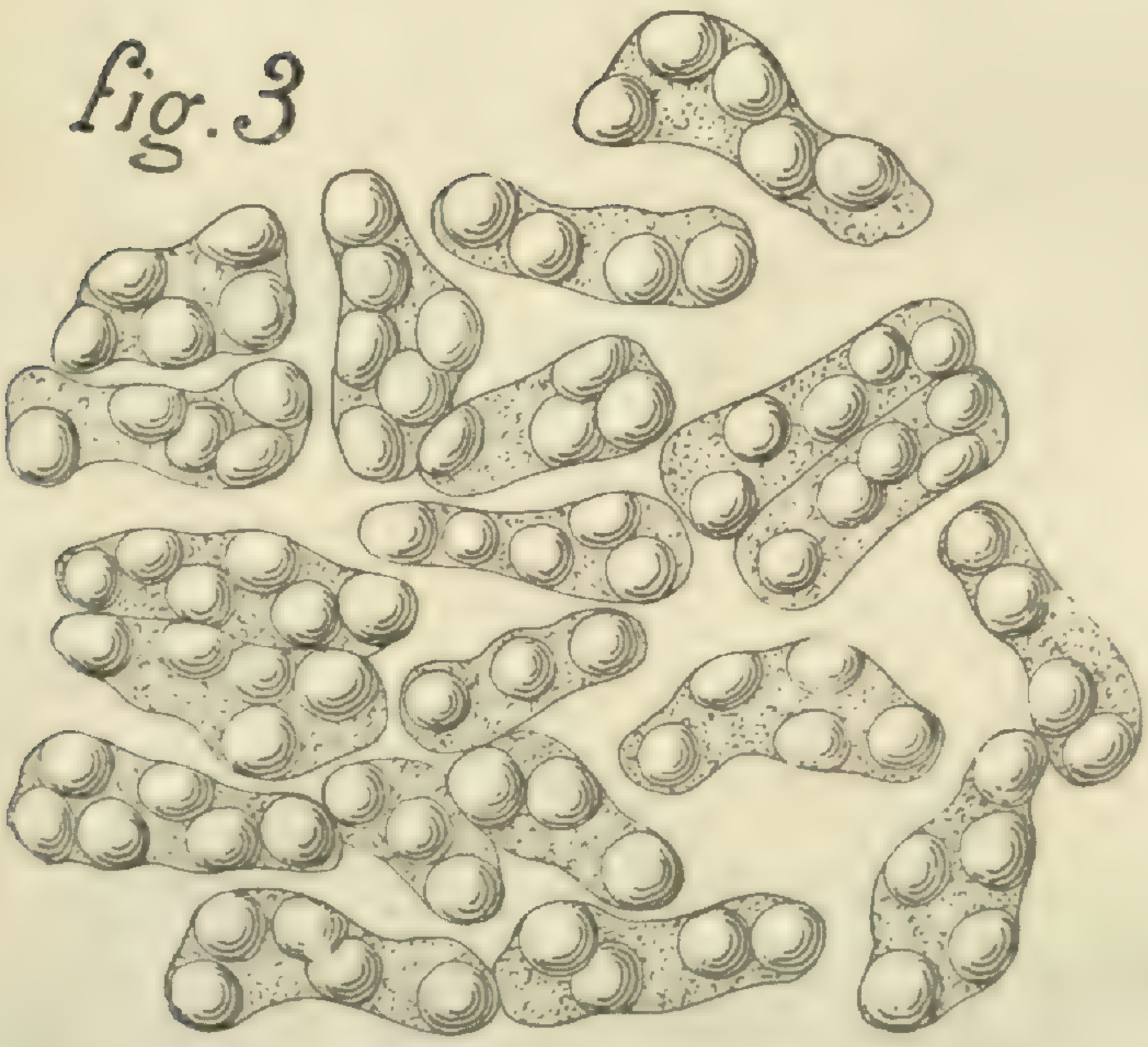


fig. 2

fig. 3



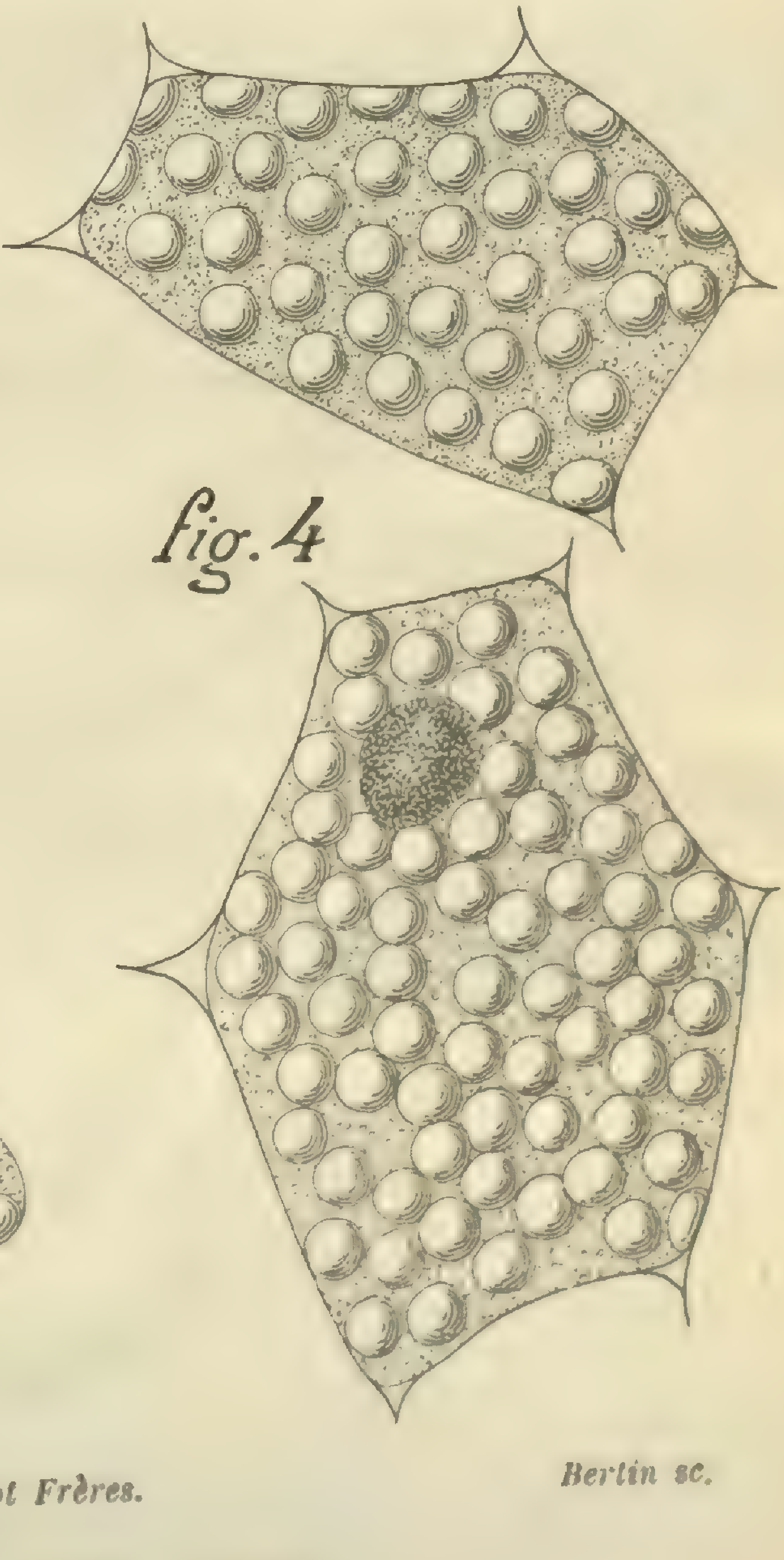
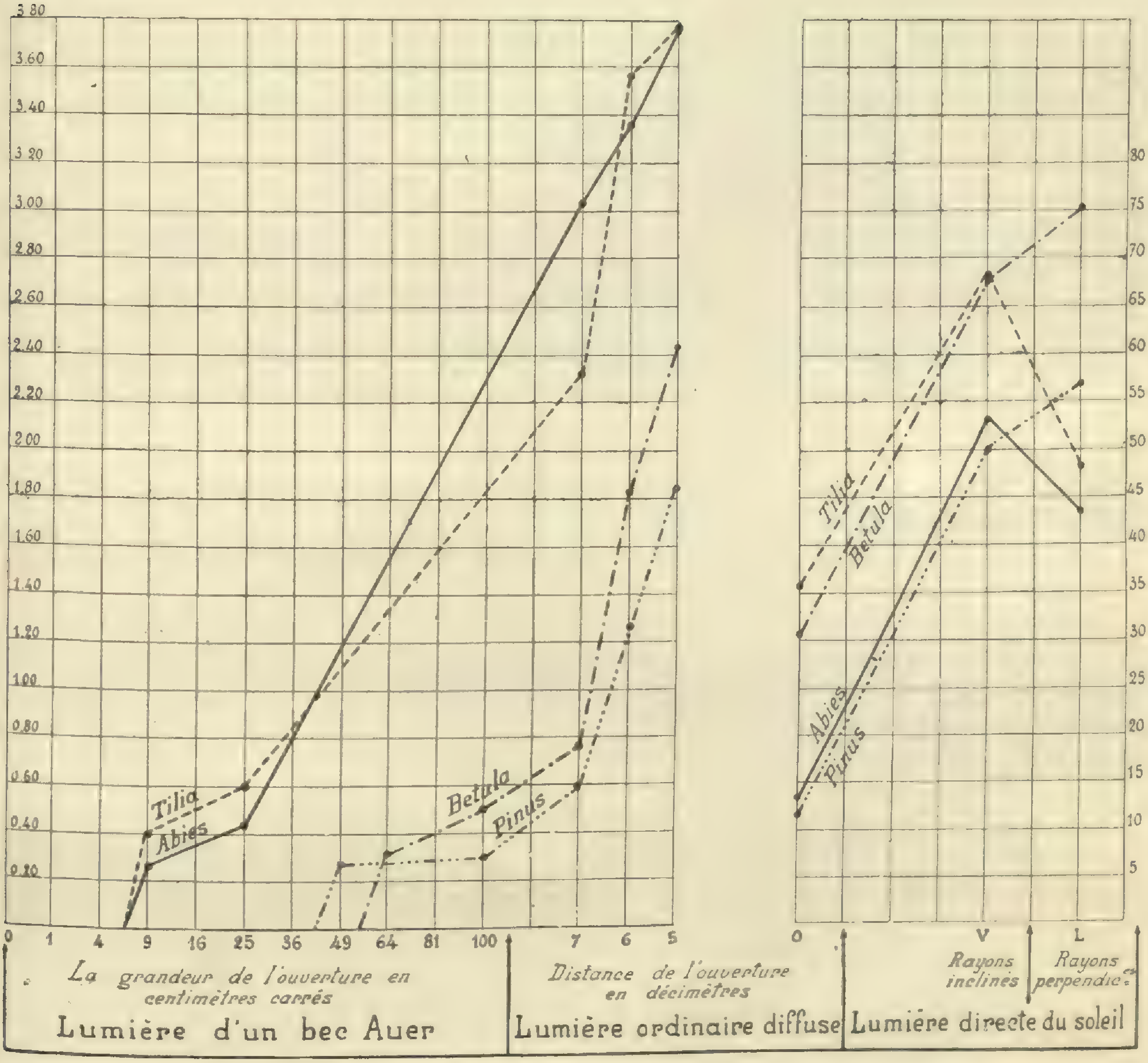
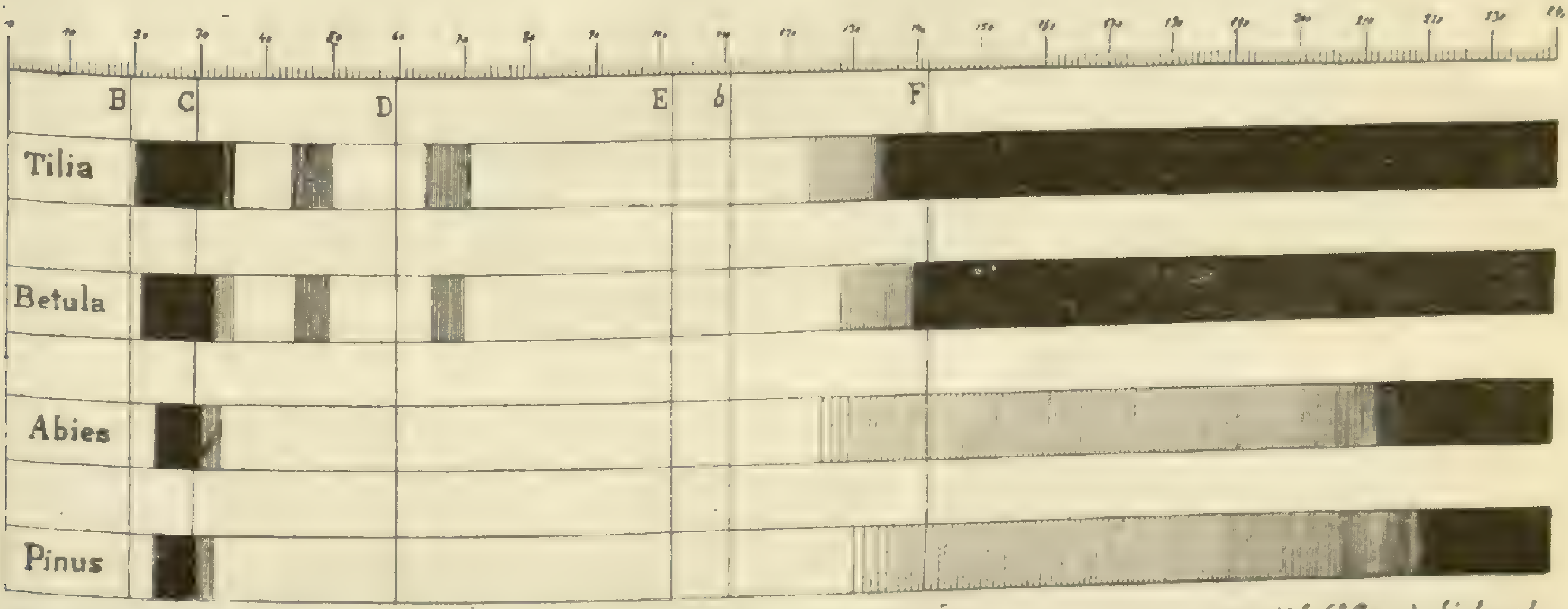


fig. 4

W. Lubimenko del. Imp. Le Bigot Frères. Berlin sc.

Pin silvestre ; Bouleau ; Tilleul ; Sapin.




B
C
D
E
b
F
Tilia
Betula
Abies
Pinus

Les spectres de la solution chlorophyllienne pour le même poids (1gr) de feuilles et la même quantité (30 c.c.) d'alcool.

W. Lubimenko del. Imp. Le Bigot Frères. Berlin sc.

MODE DE PUBLICATION & CONDITIONS D'ABONNEMENT

La **Revue générale de Botanique** paraît le 15 de chaque mois et chaque livraison est composée de 32 à 48 pages avec planches et figures dans le texte.

Le prix annuel (payable d'avance) est de :

20 fr. pour Paris, les Départements et l'Algérie.

22 fr. 50 pour l'Étranger.

Aucune livraison n'est vendue séparément.

Adresser les demandes d'abonnements, mandats, etc., à M. l'Administrateur de la LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT, 1, rue Dante, à Paris.

Adresser tout ce qui concerne la rédaction à M. Gaston BONNIER, professeur à la Sorbonne, 15, rue de l'Estrapade, Paris.

Il sera rendu compte dans les revues spéciales *des ouvrages, mémoires ou notes dont un exemplaire aura été adressé au Directeur de la Revue générale de Botanique. De plus l'ouvrage envoyé sera annoncé immédiatement sur la couverture.*

Les auteurs des travaux insérés dans la *Revue générale de Botanique* ont droit gratuitement à vingt-cinq exemplaires en tirage à part.

Librairie Générale de l'Enseignement, 1, rue Dante, Paris.

VIENT DE PARAITRE :

COURS
DE
BOTANIQUE
Phanérogames

CELLULE ET TISSUS ; MORPHOLOGIE ; ANATOMIE ;
CLASSIFICATION ; FAMILLES DE PHANÉROGAMES ;
APPLICATIONS AGRICOLES, INDUSTRIELLES, MÉDICALES ;
PALÉONTOLOGIE ; HISTORIQUE

par MM.

GASTON BONNIER
MEMBRE DE L'INSTITUT (Académie des Sciences)
PROFESSEUR DE BOTANIQUE
A LA SORBONNE

LECLERC DU SABLON
PROFESSEUR DE BOTANIQUE
A L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE
DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES

A L'USAGE
des Élèves des Universités, des Écoles de Médecine et de Pharmacie,
et des Écoles d'Agriculture

Avec 2389 figures inédites
par J. POINSOT et A. MILLOT

Un volume de 1.332 pages in-8. — PRIX *(franco)*. **20 fr.**

On peut souscrire dès à présent à la **Deuxième Partie** du **COURS DE BOTANIQUE (Cryptogames, Physiologie, Géographie botanique, etc.).**

L'ouvrage paraîtra en fascicules et formera un volume d'environ 1.500 pages in-8 et renfermant plus de 2.000 figures, la plupart dessinées d'après nature.

Prix de Souscription au COURS DE BOTANIQUE (2e Partie). 15 fr.

(Une fois l'ouvrage terminé, le prix sera augmenté)

On ne peut plus actuellement souscrire qu'à la **Deuxième Partie** du **COURS DE BOTANIQUE**, aux conditions ci-dessus.

IMP. LE BIGOT FRÈRES

RÈVUE GÉNÉRALE

DE

BOTANIQUE

DIRIGÉE PAR

M. Gaston BONNIER

MEMBRE DE L'INSTITUT,

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA SORBONNE

TOME DIX-SEPTIÈME

Livraison du 15 Octobre 1905

N° 202

Entered at the New-York Post Office
as Second Class matter.

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
1, RUE DANTE, 1
—
1905

LIVRAISON DU 15 OCTOBRE 1905

Pages

I. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES CAUSES QUI PROVOQUENT L'ODEUR DE MOISI DES GRAINS ET DES FOURRAGES, par **M. D. Brocq-Rousseu** 417

II. — ROLE CIRCULATOIRE DES MÉATS INTERCELLULAIRES DANS LES COTYLÉDONS DES LÉGUMINEUSES AU DÉBUT DE LA GERMINATION, par **M. H. Joffrin** 421

III. — ÉTUDES SUR LES MYCORHIZES ENDOTROPHES (avec planches et figures dans le texte), par **M. I. Galland** *(suite)* 423

IV. — REVUE DES TRAVAUX DE TÉRATOLOGIE VÉGÉTALE, parus de 1895 à 1899 (avec figures dans le texte), par **M. C. Houard** *(suite)*. 434

V. — REVUE DES TRAVAUX D'ANATOMIE, parus de 1897 à 1902 (avec figures dans le texte), par **M. H. Ricôme** *(suite)*. 441

Pour le mode de publication et les conditions d'abonnement, voir à la troisième page de la couverture.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DES CAUSES QUI PROVOQUENT L'ODEUR DE MOISI DES GRAINS ET FOURRAGES

par M. D. BROCQ-ROUSSEAU.

I. — Paille moisie.

La paille étudiée est une paille d'avoine de la récolte de 1903 et provenant du département de l'Indre.

Au lieu d'être jaune, comme le sont à l'ordinaire les pailles d'avoine, celle-ci est terne, gris-sale, a perdu son luisant et exhale une odeur de moisi très nette.

A l'œil nu, on voit que les tiges et les feuilles restées adhérentes, sont couvertes d'un enduit blanchâtre, pulvérulent, formé de colonies confluentes : en certains endroits, on distingue très nettement les colonies isolées sous forme de petits grains blancs répartis sur toute la surface.

Si l'on secoue cette paille, il s'en échappe une poussière très fine, constituée par des spores. Les animaux à qui cette paille a été présentée l'ont réfusée.

J'ai suivi pour l'étude de cette paille la même méthode que pour l'étude de l'avoine moisie. J'en ai semé des fragments sur tous les milieux usuels, et, parmi les espèces les plus constantes, j'ai isolé les quatres suivantes :

1° Un *Verticillium* ;
2° Un *Aspergillus* noir ;
3° Un *Penicillium* ;
4° Un *Streptothrix*.

J'ai semé ces quatre espèces sur des pailles d'avoine stérilisées, et il m'a été facile de constater que, seule, la culture du *Streptothrix* reproduisait l'odeur et l'altération.

En effet, l'*Aspergillus* noir donne sur la paille une culture noire ; le *Penicillium* une culture verte et le *Verticillium* forme une sorte de toile d'araignée blanche. Aucune de ces trois cultures ne reproduit une altération semblable à celle de la paille étudiée.

Le *Streptothrix* isolé de cette paille possède les caractères du *Streptothrix Dassonvillei* que j'ai décrit comme cause de l'altération des avoines moisies. Je ne reproduirai donc pas ses caractères de culture. Je signalerai ce fait : que le *Streptothrix* isolé de l'avoine semé sur de la paille, donne la même altération, et que le *Streptothrix* isolé de la paille, semé sur de l'avoine, reproduit également l'altération de l'avoine moisie. Je reviendrai ultérieurement sur ce point en traitant de la généralité de ce *Streptothrix* comme une cause de l'altération des grains.

L'examen microscopique montre également que nous le trouvons sous les mêmes formes que le *Streptothrix* de l'avoine : formes filamenteuses ramifiées en bouillon ; formes oospora et de fragmentation sur gélose ; formes oospora dans l'examen direct de la paille, et sur l'altération reproduite expérimentalement.

⁂

Les preuves de l'action de ce *Streptothrix*, dans la production de l'altération étudiée, sont fournies par les faits suivants :

1° *Il existe sur la paille.* — On peut s'en assurer par l'examen direct. Il suffit de prendre une de ces masses blanches à la surface de la paille, et l'examen, après coloration, montre qu'elle est constituée par du *Streptothrix* sous sa forme oospora, forme habituelle du champignon, dans sa station naturelle.

On peut prouver également son existence en semant des fragments de cette paille sur gélose : au bout de quelques jours, le développement du *Streptothrix* est très apparent.

2° *En favorisant son développement, on accentue l'altération.* — En effet, si nous choisissons dans cette paille les fragments les moins altérés et que nous les placions dans des tubes formant chambre humide, nous voyons, au bout de quelques jours, ces fragments se couvrir d'une culture abondante du *Streptothrix*.

3° *On peut reproduire l'altération*. — Si nous prenons une paille d'avoine saine stérilisée et humide, et que nous l'ensemencions avec une culture pure du *Streptothrix*, on reproduit l'altération macroscopique et microscopique, avec l'odeur de paille moisie.

J'ai étudié trois échantillons de paille présentant la même altération, et provenant du Berry et du camp de Châlons. L'altération était causée dans les trois cas par ce *Streptothrix*.

⁂

La valeur de la paille étant très minime, il ne faut pas espérer pouvoir adopter un traitement efficace, et d'un prix de revient assez peu élevé.

Comme elle est couverte d'une poussière très dense, le transport de cette paille, de même que son utilisation comme litière peut être une cause de dissémination du Champignon ; comme d'autre part, je montrerai que ce même *Streptothrix* est une cause générale d'altération des grains moisis, il peut être désavantageux, dans les exploitations agricoles, de disséminer ces éléments de contamination.

Il y aurait donc lieu de recommander la destruction par le feu des fonds de grange ou des magasins à paille, afin d'assurer la destruction du parasite et de préserver ainsi les grains qui sont au voisinage.

II. — Maïs moisi.

Le même *Streptothrix* est capable de produire une altération très caractéristique sur le maïs.

J'ai étudié cinq échantillons de maïs provenant de Marseille et des Hautes-Pyrénées et ces différents maïs étaient altérés par le *Streptothrix Dassonvillei*. L examen à l'œil nu fait voir que presque tous les grains sont altérés : certains sont simplement couverts de petites taches gris-blanchâtres, disséminées sur la surface du grain ; d'autres ont une teinte plus foncée que le grain normal et sont recouverts presque complètement d'une culture blanche ; les plus altérés deviennent foncés, presque noirs, ont leur écorce ridée, crevassée, et sont couverts d'une culture très apparente. L'avarie poussée à son maximum déforme complètement le grain qui est devenu noir et qui donne l'impression d'un grain entièrement vidé.

Bien que moins accentuée que sur les avoines, l'odeur est cependant une odeur de moisi très nette.

La flore des espèces vivant à la surface de ces grains a montré qu'il existe une espèce constante :

Un *Streptothrix*.

Les espèces que j'ai rencontrées le plus fréquemment, sont :

Un *Rhizopus* ;
Un *Verticillium* ;
Trois *Aspergillus* ;
Diverses bactéries.

Seule, de toutes ces espèces, le *Streptothrix* est capable de reproduire l'altération étudiée.

1° *L'examen direct* des grains montre qu'il s'y trouve en grande quantité sous sa forme oospora.

2° *Les semis de grains altérés sur gélose* accusent très nettement, au bout de peu de jours, la présence de *Streptothrix* qui se développe en abondance sur le grain et sur la gélose.

3° *En poussant les grains à l'avarie* dans des chambres humides, on voit les grains se couvrir d'une efflorescence blanche constituée par du *Streptothrix*.

4° *On peut reproduire l'altération* sur des grains stérilisés.

Le *Streptothrix* isolé des maïs a les mêmes caractères que celui de l'avoine et de la paille. Il est capable de reproduire sur l'avoine et sur la paille les deux altérations que j'ai précédemment étudiées.

(Travail fait à l'Institut Pasteur,
au laboratoire de M. Dassonville).

ROLE CIRCULATOIRE DES MÉATS INTERCELLULAIRES DANS LES COTYLÉDONS DES LÉGUMINEUSES AU DÉBUT DE LA GERMINATION

par M. H. JOFFRIN.

Les méats intercellulaires dans les cotylédons des graines de Légumineuses présentent un aspect spécial. Ils forment des tubes parfaitement calibrés, à section triangulaire très nette. Leur dimension en largeur, réduite dans les régions tout à fait périphériques du cotylédon et au voisinage des faisceaux, est, partout ailleurs, très sensiblement constante dans chaque espèce. Ils suivent les arêtes des polyèdres formés par les cellules et constituent ainsi un *réseau continu* dans toute la masse du cotylédon.

Dans certains cas (Pois, Gesse, Fève, *Cicer*), la membrane cellulaire garde son aspect ordinaire au voisinage des méats. Parfois aussi (Lupin, Haricot), elle s'épaissit en collenchyme plus ou moins cellulosique.

Ce réseau, qui peut s'étendre jusque sous la cuticule (Haricot) ou simplement commencer au-dessous de la couche épidermique (Lupin, Gesse, etc.), se ramifie aussi entre les cellules les plus externes des faisceaux, cellules dont la membrane est toujours plus mince que dans les autres régions du cotylédon. L'ensemble forme donc un véritable système de canaux qui relient *toutes* les cellules à réserves de la graine avec les faisceaux et par suite avec les cellules initiales.

Il semble que ce système ait un rôle important dans la germination.

Dans une graine sèche, tous ces méats sont remplis d'air. Mais si la graine a été plongée dans l'eau, dès que l'imbibition des cotylédons a commencé, on voit apparaître dans les méats une substance finement granuleuse (lorsqu'on l'examine dans l'eau) qui se répand dans le réseau, de l'extérieur vers l'intérieur. Cette substance présente toutes les réactions microchimiques des matières albuminoïdes : coloration en jaune à l'eau iodée, en rose à l'éosine, réaction du biuret, de Milon, etc. Il est facile, en particulier dans le Lupin, d'établir une analogie complète entre le contenu des méats intercellulaires et l'aleurone dissoute qui remplit les cellules ayant déjà subi l'influence de l'imbibition. Il est à remarquer que la progression vers l'intérieur de la substance intercellulaire est parallèle à celle de l'imbibition et paraît en être la conséquence.

Comment se fait le passage de cette aleurone des cellules dans les méats ? Nous n'avons jamais observé de communication directe, et nous devons admettre jusqu'ici que, sous l'action de la turgescence due à l'arrivée de l'eau et à la dissolution des matières protéiques, une partie de celles-ci traverse osmotiquement la membrane pour passer dans les méats, comme cela a lieu pour l'eau sous l'action d'une forte gelée. Du reste, cette analogie va plus loin ; car si la graine gonflée vient à se dessécher, les méats se vident et sont de nouveau remplis d'air. La substance protéique n'y réapparaîtra qu'à un nouveau gonflement.

On pourrait objecter que la présence de ces substances albuminoïdes dans les méats n'est qu'apparente, et que c'est pendant les manipulations qu'elles y pénètrent par capillarité. Mais si on a soin de traiter les cotylédons à étudier par des fixateurs convenables, on reconnaît que les canaux intercellulaires sont bien réellement remplis de matières protéiques avant que le rasoir ait ouvert ces canaux aux liquides environnants. Le réactif qui nous a donné les meilleurs résultats est le liquide de Flemming. Les fixateurs alcooliques ne sont utilisables que pour des portions de graines de volume restreint. Si le cotylédon en entier est soumis à l'action de l'alcool, il se produit une déshydratation avant la précipitation d'albuminoïdes et, comme dans les graines qui se dessèchent, les méats se vident de leur contenu. Au contraire, si la faible dimension de l'objet à étudier permet la pénétration totale presque immédiate de l'alcool, la matière protéique est précipitée à l'intérieur même des canaux qu'elle occupe.

Il semble donc certain que, dès le début de la germination chez les Légumineuses, l'aleurone dissoute se répand par osmose dans les méats intercellulaires des cotylédons. Ces méats, qui sont de véritables canaux, auraient une *fonction conductrice*, comme cela a lieu d'ailleurs chez d'autres plantes, pour la sécrétion de latex, d'essences ou de résines.

ÉTUDES

SUR LES

MYCORHIZES ENDOTROPHES

par **I. GALLAUD** (*Suite*).

(Planches I à IV).

CHAPITRE IV

DE LA PLACE SYSTÉMATIQUE DES CHAMPIGNONS ENDOPHYTES

Il y aurait le plus grand intérêt à connaître exactement à quel groupe appartiennent les champignons endophytes, à les isoler, et à les obtenir en culture pure. On aurait alors pour établir la classification des mycorhizes que j'ai essayé de faire dans le chapitre I un fondement très solide et à l'abri de toute critique. On pourrait alors aborder aussi l'étude expérimentale de l'infection des racines par ces champignons et tenter la vérification directe des nombreuses théories auxquelles a donné lieu le problème de leur vie en commun. Beaucoup de botanistes ont cherché à identifier les endophytes avec des champignons connus et quelques-uns ont cru pouvoir donner une solution de la question. J'ai déjà montré dans deux notes préliminaires (V. l'index bibliographique) que jusqu'à ces derniers temps aucun d'eux n'avait réellement obtenu le véritable endophyte. Tout récemment cependant N. Bernard (03,04) a fait connaître le résultat de ses nouvelles recherches sur la nature de l'endophyte des Orchidées et il a isolé un Hyphomycète qui semble bien produire l'infection de ce groupe de plantes à mycorhizes.

Pour ma part, j'ai aussi tenté d'isoler les champignons qui habitent les différents groupes de plantes infestées que j'ai étudiées. Bien que ces recherches ne m'aient encore pas donné de résultats positifs elles m'ont permis d'établir un certain nombre de faits intéressants relatifs à la flore mycélienne qui habite la surface des racines et le sol où elles vivent. J'ai pu aussi grâce à elles faire la critique des idendifications d'endophytes antérieures. Ces résultats partiels pourront être utiles pour la résolution du problème posé. C'est pourquoi je les exposerai ici.

Il y a peu d'indications à tirer de l'étude morphologique et cytologique des champignons endophytes au point de vue de la détermination du groupe auquel ils appartiennent. La classification des champignons repose tout entière sur les organes reproducteurs qui manquent d'une façon absolument constante dans les mycorhizes. Nous avons vu toutefois que la nature chimique des membranes des endophytes les rapprochent des Ascomycètes comme aussi la structure de leurs noyaux. Mais c'est là une simple présomption qui ne peut être considérée comme preuve et qui doit simplement servir de guide dans la recherche expérimentale de l'isolement du champignon.

J'ai suivi deux méthodes différentes dans la poursuite de ce dernier but. J'ai essayé d'une part d'isoler le champignon en partant des racines infestées prises dans la nature et d'autre part de reproduire les particularités caractéristiques des endophytes en infestant artificiellement des racines développées à l'abri de toute infection avec des champignons obtenus par la première méthode. J'ai pris de préférence ceux qui me paraissaient être la forme libre de l'endophyte.

A. Méthode par extraction directe. — La première de ces méthodes a été signalée par Wahrlich (86) et employée avec quelques perfectionnements par tous ceux qui ont cherché après lui à obtenir l'endophyte. Elle consiste à abandonner en milieu humide des fragments ou des coupes de racines infestées, débarrassées autant que possible des organismes étrangers par un lavage à l'eau bouillie et à recueillir les champignons qui ne tardent pas à se montrer à la surface. La critique principale que l'on peut faire à cette manière d'opérer est qu'on n'est jamais sûr de l'asepsie de l'extérieur des racines. On a essayé de remédier à cet inconvénient par des lavages au sublimé mais il est difficile de limiter exactement l'action de cet antiseptique : ou bien il n'atteint pas toutes les spores logées dans les nombreuses cavités de la surface des racines ; ou bien il tue les racines elles-mêmes et aussi les champignons qu'elles contiennent et qui deviennent ainsi incapables d'aucun développement.

C'est par cette méthode défectueuse que beaucoup d'auteurs ont cru pouvoir établir l'identité des endophytes avec des formes libres déjà connues. En particulier, Reisseck (46) et Warlich (86) pour les Orchidées, et dans un premier travail, N. Bernard (01) pour beaucoup d'Orchidées, la Ficaire, la Pomme de terre, ont obtenu des formes *Fusarium* se rattachant par leur périthèce aux *Nectria* et aux *Hypomyces*. Ils fondent leur opinion sur le fait que cette méthode donne toujours et à coup sûr un mycélium à spores *Fusarium*. De la constance de ce résultat, ils concluent à l'identité avec la forme qui produit l'infection.

J'ai appliqué cette méthode d'isolement à la plupart des racines que j'ai étudiées dans le chapitre premier, et de presque toutes j'ai pu aussi retirer des *Fusarium*. Mais une étude attentive des conditions d'extraction et aussi des propriétés générales des *Fusarium* m'a montré qu'il fallait considérer ces champignons, non comme les endophytes vrais, mais comme de simples saprophytes n'ayant aucun rapport avec eux. J'ai pu en effet par cette même méthode obtenir des *Fusarium* à partir de racines non infestées, à partir de rhizomes et de tiges aériennes, d'écorces d'arbres, de bois mort, d'objets les plus variés de provenances diverses, et toujours avec la même constance que lorsqu'il s'agissait de racines infestées. Ces expériences prouvent que les *Fusarium* sont des formes très répandues dans la nature, aussi ubiquistes que les Mucédinées ou les Mucorinées les plus communes. D'autre part leurs spores germent très vite et le mycélium qui en résulte se développe dans les cultures avec une rapidité et une puissance extraordinaires. Ce mycélium arrête ou masque le développement de tous les autres champignons qui peuvent se trouver avec lui, et c'est ce qui explique la grande constance avec laquelle on l'obtient dans les extractions faites de la façon que j'ai indiquée.

Mais, si on attend assez longtemps, les mêmes cultures ayant donné le *Fusarium* donnent aussi de nombreuses Mucédinées ou Mucorinées qui prouvent que la surface des racines avait été mal aseptisée et que la présence constante des *Fusarium* dans les cultures n'a aucune valeur comme preuve de leur existence à l'intérieur des racines. Il faut donc considérer ces derniers comme des formes banales, saprophytes au même titre que les autres formes filamenteuses auxquelles ils sont mélangés.

D'ailleurs tout ce qu'on sait des *Fusarium* montre bien que tel est leur rôle dans la nature. Il serait trop long de rappeler les nombreux cas où on a signalé leur présence comme tels. De même on leur attribue et, avec raison, beaucoup de maladies constatées chez les végétaux. J'ai moi-même montré en collaboration avec M. Costantin, qu'ils jouent un rôle dans la maladie qui sévit à l'Equateur sur les fruits du Cacaoyer (V. Index bibliographique). Parmi tous les cas connus où un *Fusarium* pénètre dans une plante il n'est pas possible d'en relever un seul où il affecte la forme caractéristique d'un endophyte. Tout nous porte donc à croire que *les Fusarium ne peuvent être la forme libre des endophytes.* Les essais d'inoculation que j'exposerai plus lòin viendront d'ailleurs confirmer cette opinion.

Ces essais d'extraction à partir des racines, poursuivis pendant prés de deux ans, m'ont fourni, à défaut de l'endophyte lui-même, un grand nombre de champignons filamenteux que j'ai isolés pour la plupart en culture pure. Quelques-uns d'entr'eux se rencontrent sur les racines sinon presque aussi souvent que les formes *Fusarium* du moins très fréquemment. Ils me paraissent faire partie au même titre que ces derniers de la *flore saprophyte pour ainsi dire normale qu'on rencontre à la surface des racines.* Un grand nombre d'autres sont moins fréquents et leur présence accidentelle n'est nullement caractéristique de la flore du sol.

Mes recherches ont porté sur trente-cinq espèces de plantes appartenant aux groupes les plus variés et pour quelques-unes d'entr'elles (*Arum*, *Sequoia*, *Neottia*, *Limodorum*, *Paris*) j'ai fait un très grand nombre de cultures avec des racines prises en des endroits différents. J'ai obtenu d'une façon presque constante des formes *Fusarium* (caractérisés par leurs spores et leurs chlamydospores) pour trente d'entre elles, et d'une façon beaucoup plus irrélière pour quatre autres plantes qui sont *Viola sylvestris*, *Sequoia gigantea*, *Tamus communis*, *Allium Ursinum*. Enfin du *Paris quadrifolia* seul je n'ai jamais retiré de *Fusarium* malgré le grand nombre de cultures faites.

Les formes qui, avec le *Fusarium*, paraissent être les plus fréquentes sont les *Mortierella* et les *Mucor* qu'on rencontre presque toujours, les *Trichoderma*, en particulier le *Trichoderma viridis*, les *Gliocladium*, les *Cephalosporium*. Ces résultats concordent assez bien avec ceux que Oudemans et Koning (02) ont publiés sur la constitution de la flore de l'humus. Ils signalent aussi comme présents partout et constamment des *Mucors*, des *Mortierella*, des *Trichoderma* et des *Cephalosporium*. Il est à remarquer qu'ils ne mentionnent pas l'abondance des *Fusarium* qui cependant me semblent être la Mucédinée la plus répandue sur les racines et dans le sol qui les environne. Il est fort possible que les *Fusarium*, très communs dans le sol des prairies et des champs, soient plus rares dans l'humus des forêts. Leur absence sur le *Paris* et leur rareté sur l'Ail des ours, le *Viola sylvestris* et le *Sequoia* qui sont des plantes sylvestres concordent avec cette hypothèse.

A côté des Mucédinées précédentes, on en rencontre aussi, mais moins fréquemment, quelques autres qui sont d'ailleurs très répandues partout. Ce sont les *Alternaria* sur le *Paris* et le *Limodorum*, l'*Acrostolagmus cinnabarrinus* sur l'*Adora*, l'*Arthrobotrys* sur le *Limodorum*. Je citerai enfin un champignon humicole assez rare, que Petri (03) a trouvé sur le *Podocarpus* et que j'ai moi-même rencontré sur un *Araucaria* et un *Erythrina indica* cultivés dans les serres du Muséum ainsi que sur des racines de *Limodorum*. C'est un *Thielaviopsis* qui me paraît identique à celui décrit par Petri qui lui attribue un rôle dans l'infection.

Toutes ces formes sont évidemment des saprophytes et quelques-unes même des parasites facultatifs ; la plupart sont très-répandues. Il est à présumer que les endophytes vrais le sont beaucoup moins et que dans leur vie libre ils ne peuvent s'adapter comme les précédents à des conditions très variées. Dans la nature, ils ne doivent exister qu'en certains endroits assez localisés où ils peuvent se propager et vivre à l'état libre. Ce qui semble le prouver c'est que les plantes d'une même espèce qui sont tantôt infestées tantôt dépourvues d'endophytes sont justement parmi les plantes les plus ubiquistes et les plus répandues. J'en ai cité un grand nombre dans le premier chapitre. Au contraire, celles qui sont toujours infestées, celles pour qui l'infection paraît être une nécessité, sont étroitement localisées; c'est le cas des Orchidées, des Ophioglosses.

J'ai pu aussi m'assurer par l'expérience que les endophytes libres ne sont pas très répandus, tout au moins qu'ils ne sont pas aussi ubiquistes que les Mucédinées dont j'ai parlé plus haut. Des tubercules d'*Arum Arisarum*, récoltés en Espagne dans une station où tous les pieds examinés avaient leurs racines infestées ont été plantés pendant leur période de repos dans de la terre de bruyère. Conservés en serre à Paris, ils se sont bien développés et ont donné des feuilles et des fleurs pendant deux années. Mais les racines, examinées avec soin chaque année, se sont montrées dépourvues d'endophytes. Au reste, ces plantes semblaient ne différer en rien de celles que j'avais vues en place en Espagne, sauf par une tendance à l'étiolement, due sans doute à la lumière affaiblie de la serre.

J'ai fait la même expérience avec l'*Arum maculatum* et l'*Endymion nutans*. Comme je l'ai dit, on trouve ces plantes tantôt infestées, tantôt sans mycorhizes dans la nature. Plusieurs tubercules et bulbes de chacunes d'elles portant des racines dont j'ai vérifié l'infection, ont été plantés dans le jardin botanique de l'Ecole Normale supérieure après ablation de ces racines. L'année suivante, les racines qu'ils ont données ne renfermaient pas d'endophytes. D'ailleurs j'ai constaté que, dans ce jardin formé de terre rapportée, beaucoup de plantes, qui y vivent et y prospèrent depuis de nombreuses années déjà et dont plusieurs sont infestées dans la nature, n'ont pas d'endophytes.

Enfin, grâce à l'obligeance de M. Costantin, professeur de culture au Muséum, j'ai pu également étudier les racines d'un grand nombre de plantes tropicales que Janse a trouvées infestées dans la forêt vierge de Tjibodas. Ces plantes proviennent pour la plupart de semis faits dans les serres mêmes ou de boutures de tige, ce qui empêche la propagation des endophytes de l'individu souche. En fait, sur trente plantes examinées, sept seulement avaient des endophytes.

En présence de tous ces résultats concordants il nous est permis de conclure que les racines ne trouvent pas toujours et partout les endophytes qui leur conviennent et que les *formes libres de ces endophytes sans être très-rares dans la nature sont toujours assez étroitement localisées.*

Nous avons vu que la méthode d'extraction directe de Wahrlich ne donne aucun résultat pour l'obtention des endophytes. J'ai essayé d'autres méthodes d'extraction qui permettent une vérification précise de l'identité des formes obtenues. Elle consiste à mettre en cellules de Van Tieghem sur des milieux nutritifs variés des coupes fines de racines infestées qu'on peut observer au microscope. J'ai opéré sur des racines d'*Arum maculatum*, de *Sequoia*, de *Viola*, de *Neottia* et de *Limodorum*. Un grand nombre de ces coupes sont restées stériles pendant longtemps, quelques-unes pendant plusieurs semaines, mais dans aucune d'entr'elles, je n'ai pu voir le mycélium interne se développer, ni même subir aucun changement. Les filaments produits partaient tous de la surface et donnaient des spores appartenant à des Mucédinées banales.

Dans une autre série d'expériences faites sur le *Neottia* et le *Limodorum*, j'ai pu me mettre à l'abri des inconvénients qui résultent de la présence des spores étrangères ou des bactéries de la surface des racines et opérer d'une façon entièrement aseptique sans léser les champignons internes par l'emploi d'antiseptiques. Grâce à la méthode imaginée par Matruchot et Molliard (03) dans leurs études sur la fermentation propre, j'ai pu retirer facilement des grosses racines et des rhizomes de *Neottia* et de *Limodorum*, des fragments assez volumineux de tissus vivants, ne renfermant que des endophytes. Ces fragments, transportés avec les précautions nécessaires, sur des milieux variés (carotte, pomme de terre, gélose au sucre, au salep, etc..., bouillons avec extraits de racines de *Neottia* et de *Limodorun*) sont restés vivants pendant longtemps ainsi qu'en témoignait leur turgescence. A aucun moment, cependant, je n'ai pu constater de changements dans leurs endophytes, ni voir apparaitre aucun mycélium à leur surface.

Les endophytes d'*Arum* et de *Viola*, qui dans la nature se développent rapidement et qui cependant dans les expériences précédentes sont restés tout à fait inertes, montrent qu'il ne faut pas seulement invoquer pour expliquer ce résultat la lenteur du développement des endophytes du *Neottia* et du *Limodorum*. Ce que nous connaissons de la vie du champignon à l'intérieur des racines nous permet de nous rendre compte de ce que nous observons ici. Nous avons vu que le champignon à mesure qu'il avance dans la racine est digéré au moins dans ses parties jeunes qui sont transformées en sporangioles ou corps de dégénérescence, organes morts et inertes. La transformation est souvent très rapide et, en particulier dans les Orchidées, on peut voir des corps de dégénérescence très nets dans le début de l'infection d'un embryon réduit encore à quelques cellules. Seules les hyphes les plus jeunes, attirées par les sécrétions des cellules vivantes non encore occupées, continuent la propagation du champignon. Mais nous avons vu que leur croissance est toujours centripète et que, contrairement à l'opinion de Marcuse (02) les filaments ne sortent jamais des racines.

Il ne semble donc pas qu'on puisse attirer facilement le champignon hors des tissus qu'il occupe, surtout hors des tissus déjà bien développés. Il faudrait lui offrir un milieu nutritif comparable à celui qu'il trouve dans les cellules, entreprise difficile qui doit faire rejeter à priori la méthode par extraction pour obtenir la forme libre des endophytes.

B. Méthode par inoculation. — La méthode inverse, par inoculation de formes libres déjà connues et isolées, paraît préférable. Le fait que les endophytes pénètrent de l'extérieur dans les racines montre qu'ils peuvent mener quelque temps une vie libre et qu'ils trouvent dans la terre des conditions spéciales où ils peuvent croître et sans doute aussi se multiplier. La réalisation artificielle de ces conditions est plus abordable que celle des conditions de la vie intracellulaire. Il ne reste plus alors qu'à vérifier qu'on a bien le véritable endophyte en l'inoculant à une racine qu'on transforme ainsi en mycorhize par une sorte de synthèse.

C'est de cette façon qu'a procédé N. Bernard (03,04). Dans une note récente, il montre que le véritable endophyte des Orchidées est une Mucédinée oosporée. Ayant retiré, à partir de cultures de jeunes embryons de *Catleya*, un champignon vivant sur la gélose au salep, il obtient à volonté par son intermédiaire la germination de graines d'Orchidées variées. Or on sait par ses travaux antérieurs que cette germination ne peut se produire que par la pénétration de l'endophyte dans l'embryon indifférencié. Ce champignon y prend nettement les caractères des endophytes des Orchidées et forme des Pilzwirthzellen et des Verdauungszellen.

Pour ma part j'ai tenté de nombreuses infections sur des racines de plantes ayant poussé aseptiquement à partir de graines stériles. Le choix des plantes sur lesquelles on peut ainsi expérimenter est assez restreint par suite de la difficulté d'obtenir des graines de plantes infestées qui soient d'une part stériles, et qui d'autre part puissent germer. Beaucoup de graines de petite taille sont tuées par le sublimé avant d'être stérilisées et en outre un grand nombre d'entr'elles sont incapables de germination. Je signalerai à cause de leur stérilisation et germination faciles les graines d'Asperges et de *Scilla autumnalis*. De même les bulbes tuniqués, à écailles très serrées, comme ceux de certains Ails et des Muscari, sont souvent stériles à leur intérieur et donnent des plantes entièrement aseptiques, après stérilisation de leur surface au sublimé et décortication des tuniques externes.

Ces essais ne m'ont pas donné jusqu'à présent des résultats positifs pour la détermination des endophytes, mais certains d'entr'eux m'ont permis de faire le contrôle expérimental des opinions de mes prédécesseurs sur la question. C'est à ce titre que je les expose ici.

En particulier, pour la question des *Fusarium* considérés comme les endophytes d'un grand nombre de mycorhizes, mes recherches ont confirmé les conclusions que j'ai déjà établies précédemment. Des plantules aseptiques d'Asperge, de *Scilla*, d'*Allium Moly*, de *Muscari*, infestées par le *Fusarium* correspondant, n'ont pas donné de mycorhizes. Le champignon ensemencé s'est développé uniquement à leur surface tant que les plantes sont restées vigoureuses. Quand elles ont été affaiblies par suite des conditions un peu particulières de leur vie dans un espace clos et dans un milieu différent de celui où elles se développent d'ordinaire, le champignon a pénétré alors indistinctement dans tous les tissus de la plante, mais à la façon d'un saprophyte ordinaire en les désorganisant. Il n'a jamais présenté aucun des caractères bien spéciaux des endophytes. Pas plus que pour les Orchidées les *Fusarium* ne sauraient donc être considérés comme la forme libre correspondant aux endophytes simples des Liliacées.

Il en est de même pour l'endophyte des Hépatiques que Beauverie (02) regarde comme un *Fusarium*. On sait que les Hépatiques, poussant à l'air humide dans une lumière affaiblie, deviennent positivement phototropiques et redressent verticalement les extrémités de leur thalle, dont les poils rhizoïdes ne touchent plus le substratum. Ces portions redressées ne sont jamais infestées. J'ai utilisé cette propriété pour avoir des portions de thalle de *Marchantia* et de *Fegatella* sans endophytes, sinon sans bactéries. Séparés du reste de la plante, ces fragments ont été placés sur du coton humide stérilisé à l'autoclave ; ils s'y sont bien développés et j'ai pu vérifier qu'ils ne renfermeraient pas d'endophytes. J'ai alors ensemencé sur leurs poils rhizoïdes des spores de *Fusarium* retirés des plantes mêmes qui avaient donné les fragments soumis à l'expérience. Au bout de quelques jours, beaucoup de poils étaient envahis, et quelques-uns même renfermaient des spores *Fusarium* et des chlamydospores ; mais tous ces poils étaient des poils vides ne renfermant pas de protoplasma et présentant à leur intérieur de nombreuses bactéries. Au contraire, tous les poils sains étaient exempts de filaments mycéliens. Quelques-uns de ces filaments infestants pénétraient dans le thalle, mais aucun d'eux n'y donnait les vésicules, les pelotons et les sporangioles caractéristiques des véritables endophytes des *Fegatella* et des *Marchantia* Ils continuaient leur chemin en ligne droite traversant directement les cellules sans s'y arrêter, comme font les purs saprophytes dans les tissus meurtris et altérés qu'ils envahissent.

J'ai réalisé de la même façon des infestions artificielles de voiles d'Orchidées. J'ai déjà indiqué dans le chapitre précédent, à propos des cellules de passage, les expériences faites sur le *Cypripedium barbatum* avec un *Fusarium*. Dans ces expériences, j'ai obtenu à plusieurs reprises la formation de chlamydospores et de spores *Fusarium* à l'intérieur même des cellules du voile. Dans la nature où les *Fusarium* sont très abondants de semblables infections secondaires de champignons saprophytes sont fréquentes. J'en ai observé en particulier dans le *Dendrobium Pierardi* où j'ai constaté la présence de chlamydospores dans le voile. C'est sans doute à des infections de ce genre qu'il faut attribuer la présence des chlamydospores dans les tissus de différentes Orchidées où ils ont été signalés par Wahrlich, Vuillemin, Chodat et Lendner.

Enfin, il ne me semble pas non plus que l'on puisse attribuer à un *Thielaviopsis* l'infection des *Podocarpus* comme le pense L. Petri (03). Des coupes de racines de *Podocarpus* variés lui ont donné en culture sur gélatine ou sur gélose un champignon qui est une nouvelle espèce de *Thielaviopsis*. En culture profonde sur gélose, le champignon donne des organes que Petri rapproche des prosporoïdes ou sporangioles.

J'ai moi-même trouvé à l'intérieur des racines d'*Araucaria excelsa* et d'*Erythrina indica* des macroconidies analogues à celles que décrit Petri. Les spores situées dans des cellules profondes de l'écorce sont entourées des hyphes qui les ont produites, mais ici, le champignon n'a aucun des caractères morphologiques des endophytes. Il est simplement parasite comme le prouvent la présence des spores, toujours absentes à l'intérieur des tissus pour les vrais endophytes, et aussi l'aspect des racines évidemment malades, brunâtres et renfermant des nématodes. D'un autre côté j'ai obtenu en culture pure, à partir des racines du *Limodorum abortivum* un champignon qui se caractérise aussi comme le *Thielaviopsis Podocarpi* de Petri, par ses macroconidies articulées, brunes et ses microconidies endogènes. En culture profonde sur gélose il n'a jamais rien donné rappelant les prosporoïdes. De plus avec ce champignon j'ai pu infester des Pois et des Lupins ayant poussé aseptiquement en vases stériles. Il a rapidement pénétré dans les racines des jeunes plantules mais il n'y a jamais reproduit aucun des caractères propres aux endophytes. Les racines attaquées ont bientôt noirci et les plantules très-vigoureuses au début n'ont pas tardé à mourir, reproduisant ainsi tous les caractères de la maladie du *Senecio elegans*, des Pois et des Lupins, causée comme on sait par le *Thielavia basicola* de Zopf (91).

En résumé, les recherches expérimentales sur la nature des endophytes exposées dans ce chapitre ont montré qu'il est impossible d'attirer l'endophyte par extraction directe hors des racines infestées, et ont donné des indications sur la flore mycélienne vivant habituellement à leur surface.

Les essais d'inoculation de champignons connus ont également montré que la plupart de ceux auxquels on avait attribué l'infection, en particulier les *Fusarium*, ne sont pas les véritables endophytes. Seul N. Bernard est parvenu à isoler récemment et à inoculer à des graines un champignon qui paraît bien être l'endophyte commun à toutes les Orchidées. Pour les autres séries d'endophytes, le problème subsiste entier, et les formes libres reproductrices sont encore à trouver.

(A suivre).

REVUE DES TRAVAUX

DE TÉRATOLOGIE VÉGÉTALE

PARUS DE 1895 à 1899 *(Suite)*.

Prolifications. — Les Composés présentent surtout des proliférations latérales, les exemples de *prolifération axiale* étant beaucoup plus rares. M. VIVIAND-MOREL (1) a signalé en 1895 un cas de cette dernière catégorie de malformations sur la Reine-Marguerite *(Callistephus sinensis)* : chaque fleur avait donné naissance à un petit capitule porté par un pédoncule de longueur variable, de sorte que l'inflorescence entière était déformée.

M. CHIFFLOT (2) a de même figuré et décrit des inflorescences monstrueuses appartenant à un rameau d'ordre secondaire de *Chrysanthemum frutescens* : réceptacle cylindroconique très allongé, atteignant jusqu'à 15 ou 16 millimètres (au lieu de 4 ou 5, à l'état normal), entouré de bractées disjointes, plus épaisses, à bord écailleux. Les fleurs sont également modifiées et l'Auteur y a reconnu les anomalies suivantes: virescence bien marquée des demi-fleurons et fleurons, avec réduction très grande de la ligule et accroissement marqué de la largeur du tube; étamines à anthères réduites ou remplacées par des phyllodes; avortement absolu de l'ovaire et de l'ovule ; phyllodie charnue des branches du stigmate et phyllodie écailleuse des papilles stigmatiques.

Les exemples de *prolifération latérale* sont plus connus. M. OFFNER (3) a observé un capitule d'*Inula glandulosa* dont les bractées portent à leur aisselle une quarantaine de petits capitules secondaires, disposés en plusieurs couronnes concentriques; les plus internes de ces petits capitules sont à pédicelle court (un demi-centimètre) et ne renferment parfois qu'un fleuron ; ceux qui sont situés à la périphérie possèdent un nombre supérieur de fleurons et des pédicelles longs de trois centimètres environ. L'ensemble de cette inflorescence complexe peut être considéré comme une cyme multipare de capitules et rappelle la cyme corymbiforme normale des *Inula salicina*, *squarrosa*, etc. ; ce cas tératologique rapproche ainsi les deux modes de groupement des fleurs dans les espèces du genre *Inula*.

---

(1) J.-V. Viviand-Morel : *Prolifération de la Reine-Marguerite,* Callistephus sinensis (Lyon, Ann. soc. bot., t. 20, 1895, p. 19-20).

(2) J. Chifflot : *Sur une inflorescence monstrueuse d'*Anthemis frutescens *Hort. (var. Mme Munier)* (Lyon, Ann. soc. bot., t. 24, 1899, p. 77-81, 4 fig., 1 pl.).

(3) J. Offner : *Capitule d'*Inula glandulosa *Willd. à prolifération latérale* (J. bot., Paris, t. 13, 1899, p. 219-220).

De nombreux mémoires ont été publiés sur la curieuse anomalie connue sous le nom de *Rose prolifère*.

M. Lutz (1) signale deux exemplaires se rapportant à des cas de prolification latérale et centrale. Son cas de prolification latérale est intéressant par sa rareté et par sa structure : le pédoncule floral est terminé par un réceptacle normal qui supporte, sur des pédicelles assez longs, dix boutons de fleurs secondaires bien constituées. L'étude anatomique de ces pédicelles montre que leurs petits faisceaux libéroligneux disposés en cercle proviennent d'un certain nombre de faisceaux du réceptacle principal qui s'isolent des autres, se groupent et se resserrent d'abord en une ellipse allongée.

Une des notes de P. Duchartre, publiée par M. Bornet (2), donne la description et le dessin d'une rose à prolifération centrale : celle-ci est constituée, de bas en haut, par un verticille de six petits pétales verts, par une quinzaine de pétales disposés suivant deux spires qui se terminent chacune par un pétale enroulé en cornet, par une étamine, puis, plus haut, sur le prolongement de l'axe, par deux feuilles normales accompagnées de deux séries de pétales.

La rose prolifère signalée par M. Viviand-Morel (3) est remarquable : cette rose s'était développé sur le bourgeon latéral d'un rameau situé exactement au-dessous d'une fleur normale ayant produit un fruit bien constitué. Dans l'exemple décrit par M. Lassimonne (4), les particularités présentées sont aussi assez curieuses : l'axe se prolonge, au-dessous des sépales, pétales et étamines, en une colonne de deux centimètres environ, un peu dilatée au milieu, mais ramifiée à son extrémité ; sur les ramifications sont groupées de petites roses doubles, serrées les unes contre les autres, plus petites que les fleurs ordinaires.

Un cas de prolifération de fleurs de *Rubus* a été signalé par M. Preda (5).

---

(1) L. Lutz : *Sur deux roses prolifères* (Paris, Bul. soc. bot., t. 45, 1898, p. 386-388, 6 fig.).

(2) E. Bornet : *Sur un projet de note, relative à une rose prolifère, trouvé dans les papiers de P. Duchartre* (Paris, Bul. soc. bot., t. 43, 1896, p. 280-281, pl. VIII).

(3) J.-V. Viviand-Morel : Lyon, Ann. soc. bot., t. 23, 1898, C.-R., p. 13-14.

(4) S.-É. Lassimonne : *Sur une Rose prolifère* (Paris, Bul. soc. bot., t. 46, 1899, p. 166-167).

(5) A. Preda : *Indoppimento e prolificazione di un fiori di* Rubus discolor *W. et N.* (Firenze, Boll. soc. bot. ital., 1895, p. 14-15).

M. d'Arbaumont (1) a observé un très intéressant exemple de prolification dans les inflorescences d'une branche de Vigne. Les fleurs conservent leur calice et leur corolle, mais l'ovaire disparaît complètement : il est remplacé par une courte tige ramifiée dont toutes les branches portent des fleurs très réduites, emboîtées les unes dans les autres, et uniquement composées de petites feuilles pétaloïdes. La prolification de l'ovaire est ainsi poussée à son extrême limite. L'ensemble de la grappe monstrueuse ne peut être mieux comparé qu'à un amas serré de petits cônes de houblon.

M. Lignier (2) décrit une anomalie des fleurs du *Cardamine pratensis* due à ce que l'axe se prolonge dans l'intérieur de la silique qui se gonfle et se fend suivant l'une des lignes de déhiscence des valves.

Enfin, divers cas de prolification axiale ont été signalés par M. Robinson (3) dans les fleurs du *Lepidium apetalum*. L'un des exemplaires figurés est constitué par une fleur à quatre sépales et deux étamines au milieu de laquelle émerge le prolongement de l'axe (fig. 11) ; celui-ci se termine par une petite fleur à trois sépales enveloppée dans un grand carpelle en forme de spathe.

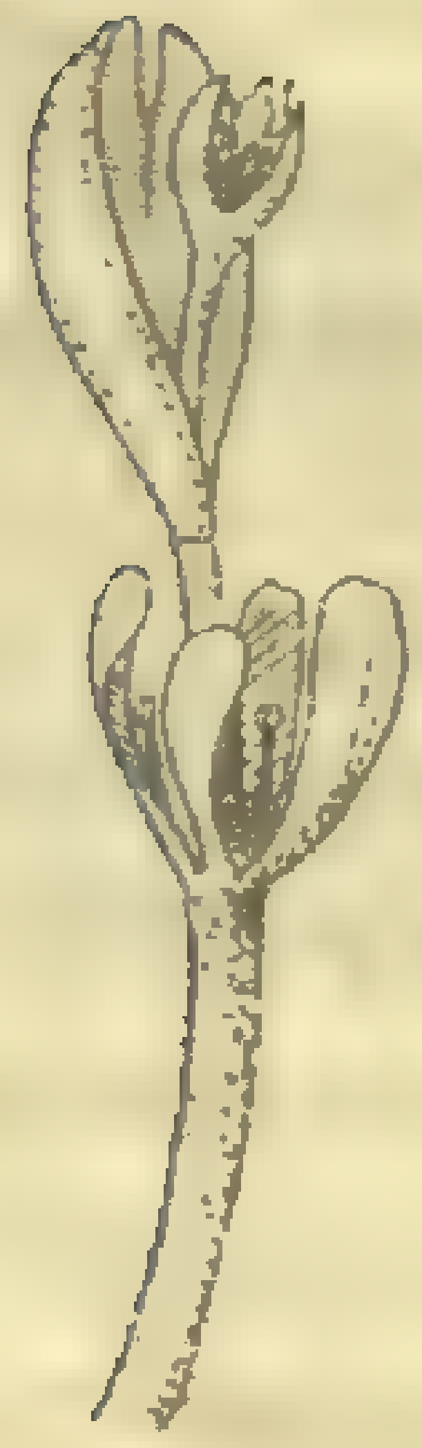


Fig. 11. — *Lepidium apetalum* : cas de prolification axiale (d'ap. Robinson).

D'autres exemples de prolification sont décrits par M. Christ (4) dans un exemplaire de *Reseda lutea* à fleurs chloranthiées, par M. Carrington (5) pour un *Plantago major*, par MM. Wittmack (6), Bolle (7), Murr (8), etc.

Tératologie expérimentale. — Il y a peu de travaux se rapportant à la tératologie expérimentale des inflorescences ; aussi n'avons-nous à signaler que les observations de M. Lindemuth (1) relatives à la formation de bulbilles et de racines à la base des hampes florales de *Lachenalia luteola*, Liliacée du Cap, lorsque ces hampes sont coupées et placées dans l'eau. C'est là un fait très curieux non aperçu jusqu'à présent. Les bulbilles sont des formations exogènes qui se produisent aux dépens de l'épiderme et de quelques assises sous-jacentes d'écorce et qui se mettent ultérieurement en rapport avec un faisceau libéroligneux périphérique ; ils apparaissent en des points tout à fait quelconques des hampes florales nues et dépourvues de feuilles.

---

(1) J. d'Arbaumont : *Sur une Vigne à inflorescence monstrueuse* (Paris, Bul. soc. bot., t. 43, 1896, p. 281-282).

(2) O. Lignier : *Recherches sur les fleurs prolifères du* Cardamine pratensis (Caen, Bul. soc. linn., (4) t. 10, 1896, p. 21-25).

(3) B. L. Robinson : *A case of ectoblastesis and axial prolification in* Lepidium apetalum (Bot. Gaz., Chicago, Ill., Univ. Chic., t. 24, 1897, p. 209-212, pl. IX).

(4) H. Christ : *Une plante remarquable de la flore de Genève* (Genève, Bul. Boissier, t. 3, 1895, p. 84-86).

(5) J. T. Carrington : *Some abnormal Plants* (Sci. Gossip, London, (2) t. 2, 1895, p. 150, 2 fig.).

(6) L. Wittmack : *Kleinere Mittheilungen* (Verh. Ges. D. Natf., Leipzig, 1895, p. 103).

(7) C. Bolle : *Ueber das Naturspiel einer abnorm fruchtenden Kiefer* (Brandenburgia, Berlin, 1897, p. 327-329, 1 fig.).

(8) J. Murr : *Ueber* Tofieldia calyculata *Whlnbg. mit ästigem Blüthenstand* (D. bot. Monatschr., Arnstadt, t. 14, 18.6, p. 80-82).

L'Auteur a pu aussi provoquer l'apparition de bulbilles en coupant les fleurs des pédoncules floraux d'*Hyacinthus orientalis*.

M. Lindemuth a contaté de plus que le *Lachenalia luteola*, qui produit seulement des capsules vides ou des graines mal développées dans les serres de l'Université de Berlin, est capable de donner des graines arrivant à maturité si les pédoncules floraux sont coupés et placés dans l'eau. C'est là un phénomène bien connu pour le *Lilium candidum* : en liberté, celui-ci ne fournit jamais de graines pouvant germer, mais il s'en forme si on en coupe les inflorescences.

Travaux divers sur les inflorescences modifiées. — Signalons rapidement le mémoire de M. Treichel (2), relatif aux épillets altérés du *Phleum pratense*, et ceux de MM. von Beck (3) et Boldt (4) se rapportant à des inflorescences anormales du Maïs et du Seigle. M. Wittmack (5) montre comment la Marjolaine allonge parfois ses épis pendant les automnes chauds et prend alors un aspect qui rappelle celui de l'*Origanum majoroides* ; M. Winkelmann (6) constate que les rayons des ombelles du *Peucedanum Oreoselinum*, du *Pimpinella Saxifraga* sont souvent plusieurs fois divisés et que le *Taraxacum officinale* offre parfois des tiges fasciées portant plusieurs capitules ; sur cette dernière plante, M. Beyer (7) a aussi décrit une inflorescence fasciée en forme d'anneau.

Quelques anomalies des inflorescences des *Plantago lanceolata* et *major* sont signalées par M. Bottcher (8) et M. Tischler (9) ; enfin,

---

(1) H. Lindemuth : *Ueber Samenbildung an abgeschittenen Blüthenständen einiger sonst steriler Pflanzenarten* (Berlin, Ber. D. bot. Ges., t. 14, 1896, p. 244-246). — *Ueber Bildung von Bulbillen am Blüthenschafte von* Lachenalia luteola *Jacq. und* Hyacinthus orientalis *L.* (Id, p. 247-252, 2 fig.).

(2) A. Treichel : *Botanische Notizen. XII. 4. Verzweigung an der Rispe von Timothee* (Danzig, Schr. natf. Ges., (2) t. 9, 1897, p. 263-265).

(3) G. von Beck : *Eine interessante neue Missbildung im Blüthenstande des Maises* (Wiener landw. Ztg., 1895, p. 619).

(4) C. E. Boldt : Helsingfors, Medd. Soc. Fauna et Fl. Fenn., 1895, p. 34-35.

(5) L. Wittmack : Verh. Ges. D. Natf., Leipzig, 1895, p. 103.

(6) J. Wilkelmann : Berlin, Verh. bot. Ver., t. 38. 1896, p. 40-50.

(7) R. Beyer : *Ueber eine Monstrosität von* Taraxacum officinale (Berlin, Verh. bot. Ver., t. 38, 1896, p. 13-17).

(8) F. Böttcher : Königsberg, Schr. physik. Ges., t. 37, 1896, p. 169.

(9) G. Tischler : Königsberg, Schr. physik. Ges., t. 38, 1897, p. 71-72.

M. **Massalongo** (1) a trouvé une inflorescence de *Ficus* possédant une seconde cavité en relation avec la cavité normale.

X. TÉRATOLOGIE DE LA FLEUR.

Les mémoires traitant de la tératologie des organes floraux sont assez nombreux ; nous insisterons surtout sur ceux qui sont relatifs à l'hermaphroditisme accidentel.

Modifications dans le nombre des pièces florales. — M. **Grélot** (2) a observé des phénomènes de multiplication et de prolification très compliqués sur la plupart des pieds de *Veronica prostata* appartenant à une station peu étendue. Comme le travail de cet Auteur a paru dans la Revue générale de Botanique, nous y renvoyons le lecteur pour les détails et les figures et nous retiendrons seulement les deux faits suivants, assez rares, relatifs à la multiplication des pièces du gynécée et à la multiplication des cycles.

Dans le premier cas, la fleur comprend un calice à cinq pétales, puis deux corolles alternes de quatre pièces chacune ; les étamines manquent et au centre de la fleur se trouvent deux ovaires biloculaires soudés qui proviennent d'une chorise latérale des deux feuilles carpellaires primitives.

Dans le second cas, la fleur est constituée par un calice à cinq sépales, par une première corolle gamopétale à quatre pièces, ne portant qu'une étamine, puis par une autre corolle gamopétale formée de quatre pièces alternes avec les précédentes, ensuite par deux nouvelles corolles gamopétales de quatre pièces chacune, la corolle supérieure portant deux étamines bien constituées ; enfin, la fleur se termine par un ovaire biloculaire normal. — L'alternance des cycles n'étant pas troublée, cette structure ne peut s'expliquer par un dédoublement radial car les corolles emboîtées les unes dans les autres devraient avoir leurs pièces superposées d'un cycle à l'autre ; il faut donc considérer ces trois corolles supplémentaires comme produites par une multiplication de cycles avec alternance des pièces.

Une fleur anormale de *Clivia miniata* a présenté à M. **Viviand-Morel** (3) un périanthe à dix divisions entourant dix étamines. D'ordinaire, la fleur des Amaryllidacées a un périanthe à six divisions et pareil nombre d'étamines ; aussi l'Auteur admet-il, dans le cas qu'il a observé, un dédoublement de quatre des folioles périgonéales et de quatre filets staminaux.

---

(1) C. Massalongo : *Nuove spigolature teratologiche* ; *la nota* (Firenze, Boll. soc. bot. ital., 1898, p. 202-204).

(2) P. Grélot : *Notes tératologiques sur le* Veronica prostrata *L.* (Rev. gén. bot., Paris, t. 11, 1899, p. 5-17, 13 fig.).

(3) J.-V. Viviand-Morel : Lyon, Ann. soc. bot., t. 23, 1898, C.-R , p. 14.

Un exemple semblable a été décrit par M. Hochreutiner (1) pour une fleur de *Narcissus radiiflorus* dont tous les verticilles présentaient un nombre inusité de pièces : périgone à neuf pièces imbriquées de façon irrégulière ; étamines au nombre de neuf, insérées à des hauteurs diverses sur le tube périgonéal ; ovaire formé de cinq carpelles dont deux sont concrescents à leur partie supérieure, ce qui le rend pentaloculaire à la base et tétraloculaire en haut.

Pour expliquer ce diagramme singulier, M. Hochreutiner admet que la fleur présente un verticille extérieur formé de trois pièces A, E, H, espacées irrégulièrement ; des pièces nouvelles au nombre de six ont pris naissance entre celles-ci. Le même phénomène s'est produit pour les étamines et pour les carpelles ; seulement comme ces derniers ne forment normalement qu'un seul verticille, le nombre des pièces intercalées est moins considérable. Toutes les pièces supplémentaires ne sont pas le résultat de chorises : elles sont entièrement nouvelles et situées à des hauteurs différentes sur l'axe. Enfin, la cause déterminante de cette anomalie a dû agir dès l'origine de la formation de la fleur et même du pédoncule floral, car la disposition et le nombre des faisceaux ont été profondément modifiés.

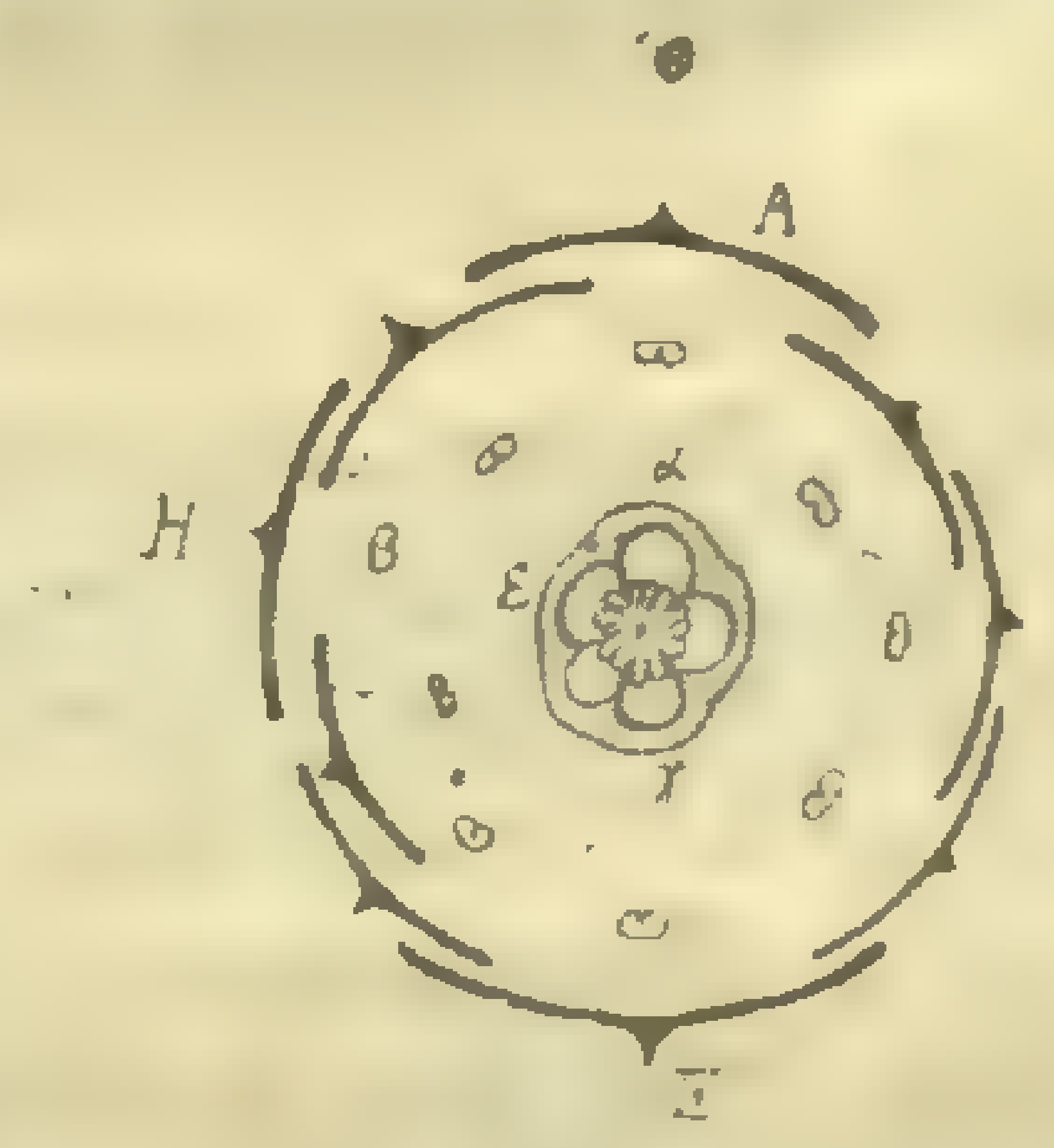


Fig. 12. — *Narcissus radiiflorus* : diagramme d'une fleur monstrueuse ; pour la notation voir le texte (d'ap. Hochreutiner).

D'autres exemples de multiplication des pièces florales ont été décrits par M. Baroni (2) pour une fleur monstrueuse de *Cypripedium Spitzerianum* dont toutes les parties sont devenues triples, et par M. Weisse (3) pour une fleur d'*Œnothera biennis*. M. Massalongo (4) a signalé une fleur monstrueuse de *Pharbitis hispida* possédant trois ou quatre corolles disposées sur plusieurs cercles et formées de pièces concrescentes à la base seulement. Les pièces du calice de *Myosotis palustris* peuvent être parfois en très grand nombre, comme l'indique M. Fantozzi (5). La note de M. Preda (6) est relative à des fleurs anormales de *Primula suaveolens* ; enfin, M. Nicotra (1) a décrit un cas de tétramérie de la fleur de l'*Ophrys aranifera* et M. Sommier (2) a signalé des exemplaires de *Pleurogyne carinthiaca* possédant une sorte de corolle située entre les étamines et le pistil.

---

(1) G. Hochreutiner : *Note sur la tératologie du* Narcissus radiiflorus *Salisb.* (Genève, Bul. Boissier, t. 5, 1897, p. 350-353, 1 fig.).

(2) E. Baroni : Firenze, Boll. Soc. bot. ital., 1897, p. 65.

(3) A. Weisse : *Eine monströse Blüte von* Œnothera biennis (Berlin, Verh. bot. Ver., t. 39, 1897, p. 94-95).

(4) C. Massalongo : *Di due mostruosità osservate nel fiore della* Pharbitis hispida *Chois.* (Venezia, Atti. Ist. ven., t. 58, 1899, 2e partie, p. 339-341, 3 fig.).

(5) P. Fantozzi : *Erborazioni in Garfagnana e sopra un caso di pleiotaxia nel* Myosotis palustris *With.* (Firenze, Boll. Soc. bot. ital., 1895, p. 145-150).

(6) A. Preda : *Di alcune casi teratologici osservati su fiori della* Primula suaveolens *Bert.* (Firenze, Boll. bot. ital., 1895, p. 305-306).

Modifications dans la forme des pièces florales. — M. Viviand-Morel (3) cite le cas d'un pied de *Primula auricula* var. *hortensis* dont les folioles involucrables étaient tellement hypertrophiées qu'elles atteignaient la dimension de certaines feuilles normales. M. Massalongo (4) signale une nouvelle variété de *Collinsia bicolor* (var. *incisiflora*) dont les pièces du calice et de la corolle, au lieu d'être obtuses, sont divisées en petites lanières. Une fleur de *Primula sinensis* à stigmate bossué et élargi à la base est décrite par M. Paoletti (5).

---

(1) L. Nicotra : *Tetrameria fiorale nell'*Ophrys aranifera (Firenze Boll. Soc. bot. ital., 1897, p. 163-165).

(2) S. Sommier : Firenze, Boll. Soc. bot. ital., 1895, p. 224.

(3) J.-V. Viviand-Morel : Lyon, Ann. soc. bot., t. 23, 1898, C.-R., p. 14.

(4) C. Massalongo : *Intorno ad una nuova varietà di* Collinsia bicolor (Firenze, Boll. Soc. bot. ital., 1895, p. 222-224).

(5) G. Paoletti : *Note di teratologia vegetale* (Padova, Bull. Soc. ven.-trent., t. 6, 1895, p. 18-19).

(*A suivre*). C. Houard.

REVUE DES TRAVAUX D'ANATOMIE

PARUS DE 1897 A 1902 (*Suite*).

Allen (1), étudie la lamelle moyenne des membranes. La lamelle moyenne ne représente pas la première cloison de séparation des cellules ; elle n'est pas davantage un ciment intercellulaire. En réalité, au moment de l'apparition d'une cloison, les deux protoplasmes voisins sécrètent une double lame dont le plan de séparation est évident dans les méats. Cette lame s'épaissit et devient une membrane qui subit des changements d'état compliqués et variables avec les tissus ; la région médiane devient la lamelle moyenne. L'auteur examine les transformations chimiques subies par la membrane.

Devaux (2) montre que les parois cellulaires ont une grande affinité pour les bases métalliques présentées sous forme de combinaisons salines dissoutes. On peut tirer de cette propriété un procédé de coloration des membranes : il suffit de transformer le sel fixé en sel coloré, tel que sulfure, chromate, ferro- ou ferricyanure. Ainsi une coupe quelconque plongée dans le sulfate ferrique et lavée à l'eau acétique retient du fer invisible dans ses membranes. Passée dans le ferrocyanure de potassium, elle devient d'un beau bleu, surtout en milieu légèrement acidulé ; la coloration est indélébile. L'attraction des parois cellulaires pour les métaux est due aux composés pectiques. La cutine, la subérine, la callose ne fixent pas du tout les métaux. Les tissus lignifiés ne les fixent que faiblement et ne les retiennent qu'après un long séjour dans l'eau de javelle. Ce sont surtout les tissus mous qui prennent la coloration. D'autre part, la coupe décellulosée par le procédé Gilson se colore aussi vivement qu'à l'état primitif. Les métaux alcalins se fixent aussi dans les membranes, mais il faut pour s'en assurer se servir du spectroscope et brûler les coupes. Les métaux peuvent se déplacer mutuellement. De ses recherches, Devaux conclut que la lamelle moyenne dans les tissus mous est formée, non de pectate de chaux comme l'a cru Mangin induit en erreur par les chimistes, mais de pectose. La pectose existe d'ailleurs dans toute l'épaisseur de la membrane, mais elle est imprégnée de cellulose partout ailleurs que dans la lamelle moyenne. Il existe plusieurs pectoses ou du moins la pectose présente des résistances variables à l'attaque des réactifs, de là des différences dans l'aptitude des cellules à la dissociation.

---

(1) Allen : *On the origin and nature of middle lamella* (Bot. Gaz., t. 32, 1901).

(2) Devaux : *Sur les réactifs colorants des substances pectiques* (Proc. verb. Soc. Linn. Bordeaux, 6 fév., 20 mars, 3 avr. 1901. — *Sur la nature de la lamelle moyenne dans les tissus mous* (Mém. Soc. Sc. ph. nat., Bordeaux, 6e S., t. 3, 1901).

Strasburger explique la croissance en surface de la membrane, par une extension, un étirement dû à la turgescence. S'il en était ainsi, on devrait observer un raccourcissement sous l'effet de la plasmolyse. Reinhardt (1) déclare qu'il n'en est rien et que l'extension n'est pas démontrable. Reinhardt pense que la croissance de la membrane ne peut s'expliquer que par une action réciproque de la membrane et du protoplasme l'un sur l'autre. Voici le raisonnement de l'auteur. Si la croissance de la membrane était un processus purement physique, en d'autres termes si les micelles cellulosiques étaient simplement juxtaposés et interposés, les troubles produits par la plasmolyse seraient inexplicables. Si la membrane était vivante et capable de s'accroître sans l'intervention active du protoplasme, la croissance pourrait continuer après une courte plasmolyse; mais ce n'est pas le cas, puisqu'il s'ensuit une néoformation cellulosique à la surface du protoplasme. Si le protoplasme agissait seul, la membrane étant inerte, on ne voit pas pourquoi, après la plasmolyse, la formation de la membrane ne se continuerait pas régulièrement. Les propriétés d'une membrane inerte ne seraient pas modifiées au point de vue physique ou chimique par une solution plasmolytique faible n'ayant agi que pendant un court espace de temps.

Schacht a décrit des cordons cellulosiques traversant le sac embryonnaire de *Pedicularis*; il les considère comme provenant de la transformation de tractus plasmiques. Tischler (2) étudie cette transformation chez *P. palustris* et *P. silvatica*. Dans la région micropylaire du sac embryonnaire, se trouve un riche approvisionnement d'amidon. C'est là que se forment les ponts cellulosiques. La cellulose apparaît dans les tractus protoplasmiques par rapprochement et fusion de granules ; ainsi se produit un cordon plus dur, très grêle au début, consistant en cellulose pure. La cellulose se transforme plus tard en substances pectiques. Dans le sac embryonnaire de *Veronica hederaefolia* et de *Plantago lanceolata*, étudiés par Buscalioni, les excroissances semblent formées de granules cimentés ensemble et que l'acide sulfurique dissocie. Rien de semblable ne se produit chez *Pedicularis*, bien que les deux sortes de cordons soient certainement analogues. Tischler décrit aussi dans l'épiderme du tégument séminal de *Corydalis cava* des travées cellulosiques se produisant par excroissance des parois cellulaires et par transformation de filaments protoplasmiques ; ces travées croissent par apposition.

---

(1) Reinhardt : *Plasmolytische Studien zur Kentniss des Wachsthums der Zellmembran* (Festschr. für Schwendener, Berlin, 1899).

(2) Tischler : *Ueber die Verwandlung der Plasmastränge in Cellulose in Embryosack bei Pedicularis* (Ber. Königsberger oecon. Ges., 1899). — *Unters über die Entwickelung des Endosperms und der Samenschale von Corydalis cava* (Verh. nat. med. Ver. Heidelberg, 1900).

Origine des mucilages, gommes et résines. — Chez les Cactées, étudiées par Longo (1), les cellules mucilagineuses existent au sein du parenchyme, aussi bien dans la racine que dans la tige. Le mucilage se forme, selon lui, entre le protoplasme et la membrane. Cette dernière conserve sa nature cellulosique, tandis que la quantité de protoplasme diminue et que le noyau et les nucléoles disparaissent. Le mucilage n'est donc pas le résultat d'une transformation de la membrane. On constate dès le début les réactions du mucilage, réactions que ne présente jamais la paroi cellulaire. Les filaments protoplasmiques traversent le mucilage pour arriver jusqu'à la membrane. A l'état jeune, les cellules à mucilage renferment des chloroleucites et de l'amidon. Ces cellules sont des réservoirs d'eau et non des magasins de substances nutritives.

La gomme des canaux ligneux de *Brachychiton populneum* est produite, d'après Mangin (2), par l'épaississement et la transformation en gommes des membranes de bordure des canaux. La partie externe de la membrane, confinant à la lamelle moyenne, demeure cellulosique et sans altération. Les membranes gommeuses renferment par contre peu de cellulose. Les choses se passent de même dans le parenchyme et, bien qu'aucune question de parasitisme n'intervienne, on peut provoquer artificiellement la formation et l'écoulement au dehors de la gomme par des blessures ou des meurtrissures. Cette gomme est intracellulaire chez les Sterculiacées, on sait qu'elle est extracellulaire chez les Amygdalées. Les canaux gommeux des Sterculiacées demeurent actifs, tandis que ceux des Amygdalées deviennent inertes en se lignifiant.

Kruch (3) étudie l'épiderme mucilagineux des feuilles des Dicotylédones. Le mucilage est un épaississement de la membrane, compris entre deux lamelles qui ne présentent jamais les réactions des mucilages. Chez les Rosacées, spécialement examinées par l'auteur, le mucilage est de nature pectique. Cette substance sert de réservoir d'eau et de régulateur de la transpiration.

Nestler (4) déclare que dans les feuilles des Malvacées, c'est la face interne des cellules épidermiques qui devient mucilagineuse et obstrue la cavité cellulaire.

---

(1) Longo : *Contributo allo studio degli idioblati muciferi delle Cactee* (Annuar. Ist. bot. Roma, 1897).

(2) Mangin : *Sur la production de la gomme chez les Sterculiacées* (C. R. Ac. Sc., t. 125, 1897).

(3) Kruch : *L'epidermide mucilagginosa nelle foglie delle Dicotiledoni* (Annuar. Ist. bot. Roma, 1897).

(4) Nestler : *Die Schleimzellen der Laubblatter der Malvaceen* (Oesterr. bot. Zeitschr., 1898).

Le mucilage des graines de *Magonia* provient, selon Rosenberg (1) d'un tissu d'origine à la fois épidermique et sous-épidermique et se forme sur la paroi interne des cellules. Il est cellulosique au début et devient pectique. Chez les Hélianthèmes, le mucilage se forme dans l'épiderme, tantôt sur la face externe (sous genre *Euhelianthemum*), tantôt sur la face interne (*Pseudocistus, Fumana*). Il existe en outre une transformation mucilagineuse des membranes dans le tissu palissadique sous-épidermique chez les *Euhelianthum*.

Chez *Cæsalpinia digyna*, d'après Hanausek (2), les cellules de l'épiderme interne du péricarpe sont des cellules à gomme et la gomme provient des membranes.

Tschirch (3) attribue la formation des essences et des résines à une couche spéciale de la membrane qu'il nomme *couche résinogène*. Chez *Cinnamomum Cassia*, les cellules destinées à produire l'essence sont d'abord gorgées de protoplasme et sans aucune trace de gouttelettes oléagineuses. Bientôt la membrane devient subéreuse extérieurement, mucilagineuse intérieurement. Les couches les plus internes se dissolvent et se mêlent au protoplasme. On trouve alors en allant de l'intérieur vers l'extérieur : du protoplasme non altéré, la couche de fusion du protoplasme et du mucilage (c'est la couche résinogène), les strates de la membrane mucilagineuse et la membrane subérisée. La fusion du protoplasme et du mucilage devient de plus en plus intime et c'est dans l'intérieur de la couche ainsi formée qu'apparaissent les gouttes oléagineuses. Ces dernières se rassemblent ensuite dans l'intérieur de la cavité. Finalement la couche résinogène est entièrement résorbée. Les choses se passent de la même façon chez *Laurus nobilis*, *Sassafras*, *Persea*, *Zingiber*, *Myristica*, *Mangnolia*, etc. Dans un opuscule, résumant l'état de nos connaissances sur la résine et les organes qui la sécrètent, Tschirch dit que la résine des canaux sécréteurs est produite par une couche résinogène tapissant le canal.

Mad. Schwabach (4) critique cette manière de voir. Pour que l'opinion de Tschirch fût soutenable, il faudrait admettre que les gouttelettes dont on constate l'existence à l'intérieur des cellules de bordure des canaux foliaires des Conifères sont de l'huile grasse, tandis que le canal renferme des gouttes d'huile essentielle. La résine se montre dans ces canaux dès les stades les plus jeunes. Elle apparaît dans les cellules de bordure et traverse la membrane pour pénétrer dans la cavité du canal.

---

(1) Rosenberg : *Studien über die Membranschlemi der Pflanzen* I et II (Bib. k. Svenska Vet. Ac. Handl., 1897 et 1898).

(2) Hanausek : *Ueber die Gummizellen der Tarihulsen* (Ber. deutsch. bot. Ges., t. 20, 1902).

(3) Tschirch : *Beiträge zur Kentniss der Harzbildung bei der Pflanzen* (Festchr. für Schwendener : 1899). — *Die Harze und die Harzbehalter*, Berlin (Borntræger) 1900.

(4) Schwabach : *Zur Kentniss der Harzabscheidung bei Coniferennadeln* (Ber. deutsch. bot. Ges., t. 17, 1899). — *Bemerkungen, etc.* (Id., t. 18, 1900).

Tschirch (1) maintient que la couche résinogène est le lieu d'élaboration de la résine. Il a constaté chez les Cycadées l'existence d'une couche mucilagineuse de la membrane formant un revêtement aux canaux sécréteurs. C'est cette couche qui chez les Conifères et autres plantes est résinogène. Il est indifférent pour sa théorie que la résine puisse ou non diffuser à travers les membranes. Etant donnée la position de cette couche, il semble que le protoplasme n'entre pas dans sa constitution ; mais c'est là un point sur lequel l'auteur ne peut se prononcer et il s'est servi de l'expression couche résinogène pour ne pas préjuger la question. Quant aux gouttelettes visibles dans les cellules de bordure, les réactifs ne permettent pas d'en définir la nature avec précision et il est certain que leur constitution varie avec la plante étudiée.

Biermann (2) dit que dans les cellules à mucilage se forme une membrane mucilagineuse et qu'une partie de celle-ci, directement ou grâce à l'intervention du protoplasme, devient résinogène.

Höhlke (3) considère la résine produite par les glandes internes ou externes des Polypodiacées, comme un produit de transformation de lamelles de la membrane cellulaire. Ce n'est qu'exceptionnellement qu'elle est excrétée hors de la membrane *(Gymnogramme)*. L'auteur énumère les Phanérogames où, d'après Behrens, la sécrétion ne serait pas une modification de la membrane. Pour lui, là aussi il s'agit d'une transformation de la cellulose.

Hunger (4) considère l'émission de mucilage à la surface du corps comme un moyen de glissement, propre à faciliter les changements de lieu, les mouvements de croissance ou de déploiement. Au point de vue fonctionnel, le mucilage des plantes mobiles, Oscillaires, Diatomées, est comparable à celui des Poissons. Il en est de même pour les plantes subissant passivement des déplacements, Laminaires et Rhodophycées. Le mucilage sert aussi de moyen de protection contre les atteintes des animaux, comme Stahl et l'auteur s'en sont assurés avec des Escargots. Le mucilage permet aux Myxomycètes de ramper sans dommage sur le substratum. Les poils radicaux sécrètent aussi un mucilage destiné à faciliter leur pénétration dans le sol. Il faut remarquer que le sommet tendre des rhizomes n'est pas en contact avec le sol, mais se trouve protégé par les feuilles. Sur les rhizomes, sur le thalle des Hépatiques, sur les frondes des Fougères, le mucilage atténue les frottements. Il est à noter que les Fougères à développement rapide sont particulièrement riches en mucilages. Dans les bourgeons, le mucilage atténue les froissements qui pourraient résulter du déploiement des jeunes feuilles. Les stipules de *Nymphoea*, d'*Euryale*, etc., ont du mucilage du côté qui touche la feuille dont elles dépendent. Lorsque la feuille forme gaine, on trouve du mucilage à l'intérieur de celle-ci (*Ranunculus fluitans, Caltha palustris, Limnanthemum nymphoides, Menyanthes trifoliata*).

---

(1) Tschirch : *Die Einwände der Frau Schwabach gegen meine Theorie der Harzbildung* (Ber. deutsch. bot. Ges., t. 19, 1901).

(2) Biermann : *Ueber Bau und Entwickelung der Oelzellen und die Oelbildung in ihnen* (Arch. Pharm., 1898).

(3) Hölke : *Ueber die Harzbehälter und die Harzbildung bei den Polypodiaceen und einigen Phanerogamen* (Beih. Bot. Centralbl., t. 11, 1901).

(4) Hunger : *Ueber die Funktion der oberflächlichen Schleimbildung im Pflanzenreich* (Inaug. Dissert. Jena, Leiden, 1899) — *Der Gleitmechanismus im Pflanzenreich* (Biolog. Centralbl., t. 19, 1897).

LES TISSUS

Epiderme. — **Damm** (1) étudie l'épiderme et la cutinisation et distingue trois types : 1° L'épiderme se prête durant plusieurs années à l'accroissement en épaisseur de la tige, par la croissance et la division de ses cellules. Plus tard apparaissent, dans la membrane externe des cellules corticales sous-jacentes, des couches cuticulaires. Ce tissu nouveau (Cuticularepithel) est résistant, il ne se forme pas de périderme. C'est le cas des Viscoidées (*Viscum, Thoradendron, Dendrophthora, Nothothixus, Arceuthobium*). Chez les Loranthoïdées, l'épiderme est remplacé par du liège. D'ailleurs la Gui peut former du liège cicatriciel.

2° L'épiderme est remplacé comme dans le premier cas par un tissu cuticularisé ; mais plus tard il se forme un périderme : Ménispermacées (*Menispermum, Perycampylus, Cocculus, Abuta*) et *Oxylobium*. Du liège se forme au-dessous de la couche cuticularisée.

3° L'épiderme seul est capable de cutinisation. C'est le cas de la majorité des végétaux.

Dans la paroi externe des cellules épidermiques, on remarque souvent des lignes sombres, radiales (pores de Schacht) ; ces lignes n'atteignent pas la cavité cellulaire et proviennent d'une différenciation tardive de la membrane.

Hirsch (2) distingue trois modes de croissance des poils : basipète, acropète, intercalaire. Ce dernier mode se rattache à l'un ou à l'autre des deux premiers, mais s'en distingue cependant. Le type de développement des poils n'est constant ni dans une même famille, ni dans une même forme de poil.

Daguillon (3) montre qu'il existe chez un certain nombre d'espèces herbacées (*Veronica hederæfolia, Stellaria media*, etc.), une relation entre la distribution des poils à la surface de la tige et la ramification de celle-ci. Les poils sont localisés ou plus abondants au-dessus des bourgeons axillaires.

---

(1) Damm : *Ueber den Bau, die Entwickelungsgeschichte und die mechanische Eigenschaften mehrjähriger Epidermen bei den Dicotyledonen* (Beih. Bot. Centralbl., t. 11, 1901).

(2) Hirsch : *Unters. über den Entwickelung der Haare bei den Pflanzen* (Fünfstücks Beitr., 1899).

(3) Daguillon : *Distribution des poils à la surface de la tige* (Rev. gén. de Bot., t. 14, 1902).

Strasburger (1886) a signalé, chez certaines Monocotylédones, une polarité dans le développement des stomates. Le stomate provient de la division d'une cellule épidermique en deux cellules inégales, la plus petite se trouvant toujours du côté du sommet de la feuille. Miehe (1) confirme cette polarité pour *Hyacinthus* et autres Monocotylédones. Cette polarité n'est pas influencée par un changement dans la direction d'action de la pesanteur, ni par la suppression de l'action de ce facteur.

Westermaier (2) décrit les articulations des cellules stomatiques, c'est à dire les régions minces de la membrane permettant le jeu de ces organes et distingue des articulations dorsales et des articulations polaires. Chez les Cactées, la cavité sous-stomatique offre des épaississements en anneau sur des cellules sans chlorophylle, destinés à empêcher toute déformation. A propos de la répartition des diverses formes de stomates, l'auteur déclare que ces organes sont souvent identiques dans des genres appartenant à des familles très éloignées.

Un grand nombre d'arbres cultivés en Allemagne portent, d'après Kohne (3), des stomates sur la face supérieure de leurs feuilles (222 espèces sur 1359). Après une description de la répartition des stomates et des papilles sur les deux faces des feuilles, l'auteur essaie d'établir une relation entre les faits observés et la répartition géographique des arbres. Les arbres à feuilles portant des stomates sur leur face supérieure, se trouvent d'une part dans les régions méditerranéennes et les steppes jusqu'au cœur de l'Asie, d'autre part aux Etats-Unis à l'W du Mississipi, particulièrement en Californie et dans les Montagnes Rocheuses. Ils sortent rarement des limites de ces régions.

Buck (4) étudie les divers types de stomates et en signale un nouveau. Ce dernier type observé sur la tige de *Ranunculus acris* se fait remarquer par l'absence d'articulations et surtout par l'épaisseur considérable de la paroi interne des cellules voisines. Sur les rhizomes de *Polygonatum multiflorum* et de *Convallaria maialis* existent des stomates sans fonction ; ils renferment de l'amidon et pas de chlorophylle. Après une revue des rapports entre la répartition des stomates et la famille, la forme de l'organe, la station, l'auteur examine le tissu lacuneux. Chez les Monocotylédones, les cellules de ce tissu présentent une direction d'allongement déterminée, caractère qui manque aux

---

(1) Miehe : *Histologische und experimentelle Unters. über die Anlage der Spaltëffnungen einiger Monocotyledonen* (Bot. Centralb l.,t. 78, 1899).

(2) Westermaier : *Ueber Spaltöffnungen und ihre Nebenapparate* (Festchr. für Schwendener, 1899).

(3) Köhne : *Ueber das Vorkommen von Papillen und oberseitigen Spaltöffungen auf Blattern von Laubholzgewächsen* (Mitth. deutsch-dendrolog. Ges., 1899).

(4) Buck : *Beiträge zur vergleichende Anatomie des Durchluftungssystems* (Dissert. Freiburg. Schweiz. 190-).

Dicotylédones. Les espaces intercellulaires sont plus grands chez ces dernières, ce qui tient au développement du tissu palissadique.

Wulff (1) décrit des stomates fermés. La fermeture est complète par formation de bouchons ou imparfaite par dépôt d'une substance granuleuse qui rétrécit les cavités aériennes, mais permet le passage des gaz. La transpiration est arrêtée par ce moyen, ce qui empêche la déperdition d'eau. Ainsi s'explique peut-être l'existence fréquente de stomates clos sur les feuilles des Graminées, feuilles étroites et longues, dont le sommet serait exposé à manquer d'eau sans cette transformation.

---

(1) Wulff : *Studien über verstopfte Spaltöffnungen* (Oesterr. bot. Ges., 1898).

(*A suivre*). H. Ricôme.

450 — Lille, imp. Le Bigot Frères. Le Gérant, Th. Clerquin.

MODE DE PUBLICATION & CONDITIONS D'ABONNEMENT

La **Revue générale de Botanique** paraît le 15 de chaque mois et chaque livraison est composée de 32 à 48 pages avec planches et figures dans le texte.

Le prix annuel (payable d'avance) est de :

20 fr. pour Paris, les Départements et l'Algérie.

22 fr. 50 pour l'Étranger.

Aucune livraison n'est vendue séparément.

Adresser les demandes d'abonnements, mandats, etc., à M. l'Administrateur de la LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT, 1, rue Dante, à Paris.

Adresser tout ce qui concerne la rédaction à M. Gaston BONNIER, professeur à la Sorbonne, 15, rue de l'Estrapade, Paris.

Il sera rendu compte dans les revues spéciales *des ouvrages, mémoires ou notes dont un exemplaire aura été adressé au Directeur de la Revue générale de Botanique. De plus l'ouvrage envoyé sera annoncé immédiatement sur la couverture.*

Les auteurs des travaux insérés dans la *Revue générale de Botanique* ont droit gratuitement à vingt-cinq exemplaires en tirage à part.

Librairie Générale de l'Enseignement, 1, rue Dante, Paris.

VIENT DE PARAITRE :

COURS
DE
BOTANIQUE
Phanérogames

CELLULE ET TISSUS ; MORPHOLOGIE ; ANATOMIE ;
CLASSIFICATION ; FAMILLES DE PHANÉROGAMES ;
APPLICATIONS AGRICOLES, INDUSTRIELLES, MÉDICALES ;
PALÉONTOLOGIE ; HISTORIQUE

par MM.

GASTON BONNIER
MEMBRE DE L'INSTITUT (Académie des Sciences)
PROFESSEUR DE BOTANIQUE
A LA SORBONNE

LECLERC DU SABLON
PROFESSEUR DE BOTANIQUE
A L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE
DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES

A L'USAGE
des Élèves des Universités, des Écoles de Médecine et de Pharmacie,
et des Écoles d'Agriculture

Avec 2389 figures inédites
par J. POINSOT et A. MILLOT

Un volume de 1.332 pages in-8. — PRIX *(franco)*. **20 fr.**

On peut souscrire dès à présent à la **Deuxième Partie** du **COURS DE BOTANIQUE (Cryptogames, Physiologie, Géographie botanique, etc.).**

L'ouvrage paraîtra en fascicules et formera un volume d'environ 1.500 pages in-8 et renfermant plus de 2.000 figures, la plupart dessinées d'après nature.

Prix de Souscription au COURS DE BOTANIQUE (2e Partie). 15 fr.

(Une fois l'ouvrage terminé, le prix sera augmenté)

On ne peut plus actuellement souscrire qu'à la **Deuxième Partie** du **COURS DE BOTANIQUE**, aux conditions ci-dessus.

IMP. LE BIGOT FRÈRES

REVUE GÉNÉRALE
DE
BOTANIQUE

DIRIGÉE PAR

M. Gaston BONNIER

MEMBRE DE L'INSTITUT,
PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA SORBONNE

TOME DIX-SEPTIÈME

Livraison du 15 Novembre 1905

N° 203

Entered at the New-York Post Office
as Second Class matter.

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
1, RUE DANTE, 1
1905

LIVRAISON DU 15 NOVEMBRE 1905

Pages

I. — RECHERCHES SUR LA NAISSANCE DES FEUILLES ET SUR L'ORIGINE FOLIAIRE DE LA TIGE (avec planches et figures dans le texte), par **M. Léon Flot** 449

II. — LA MENTHE POIVRÉE BASILIQUÉE (avec planches), par **M. Marin-Molliard** 473

III. — ÉTUDES SUR LES MYCORHIZES ENDOTROPHES (avec planches et figures dans le texte), par **M. I. Galland** *(fin)* 479

PLANCHES CONTENUES DANS CETTE LIVRAISON

Planche 12. — Menthe poivrée (rameau normal et rameau basiliqué).
Planche 13. — *Eriophyes Menthæ* et Menthe poivrée.

Pour le mode de publication et les conditions d'abonnement, voir à la troisième page de la couverture.

RECHERCHES
SUR LA NAISSANCE DES FEUILLES
ET
SUR L'ORIGINE FOLIAIRE DE LA TIGE

par M. Léon FLOT.

INTRODUCTION

Le présent travail a pour objet d'étudier le mode de naissance des feuilles et de contribuer à établir avec précision quels sont les rapports d'origine et de dépendance qui existent entre la feuille et la tige. Peut-être pourrait-on penser que ces questions, et notamment la seconde, sont aujourd'hui, après une période de controverses fameuses, définitivement résolues ; et en effet, à lire tous les ouvrages classiques, on serait tenté de le croire. Toutefois il n'en est rien. Depuis quelques années les points d'interrogation se posent de plus en plus nombreux : on se demande si vraiment la tige est bien, comme on le dit généralement, un organe autonome, issu de cellules initiales situées à son sommet, et s'accroissant en épaisseur par le jeu d'une ou plusieurs assises génératrices qui lui sont propres, ou bien si elle tire sa structure de celle des feuilles qui naissent à son sommet et sur ses côtés.

Quant aux feuilles, nous manquons à peu près totalement de données précises sur leur origine ou sur leur mode initial de différenciation. C'est un sujet sur lequel les avis varient beaucoup, et il peut arriver qu'on rencontre chez un même auteur deux opinions inconciliables. Certains botanistes n'osent se prononcer, et pensent que la naissance des feuilles est, dans l'état actuel de la science, une question à élucider.

Je m'occuperai donc à la fois, et des premières différenciations qui, au sommet végétatif, constituent l'origine primordiale de la feuille, et en même temps des rapports que présentent les tissus ainsi différenciés avec ceux qui se sont formés antérieurement, en cherchant à déterminer le sens de leur subordination.

Dans ce travail, qui est surtout un exposé de faits anatomiques concordants plutôt qu'un ouvrage théorique, de simples schémas ne sauraient suffire à étayer les démonstrations : il faut que la conviction se base sur l'examen de dessins aussi exacts et aussi nombreux que possible. Aussi dois-je, de ce chef, beaucoup de remerciements à mon éminent professeur, M. Gaston Bonnier, qui a bien voulu m'offrir, dans sa *Revue générale de Botanique*, la plus large hospitalité : je tiens à les lui exprimer dès maintenant.

BIBLIOGRAPHIE

1. Hofmeister. — Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen (Abh. der Kgl. Sachs. Ges. der Wiss. 1857).

2. Hofmeister. Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen (Abh. der Kgl. Sachs. Gesell. der Wiss. VI. 1859).

3. Caspary. — Die Hydrilleen (Jahrbuch für wiss. Bot. I. 1858).

4. Sanio. — Uber endogene Gefässbildung (Bot. Zeit. 1864).

5. Sanio. — Einige Bemerkungen in Betreff... (Bot. Zeit. 1865, p. 184).

6. Hanstein. — Die Scheitelzellgruppe, im Vegetationspunkt der Phanerogamen. Bonn, 1868.

7. Hanstein. — Die Entwickelung des Keimes der Monocotylen und Dikotylen (Bot. Abh. 1870).

8. Pringsheim. — Zur Morphologie der Utricularieen. (Monatsberichte der Berl. Akad. 1869).

9. Nægeli. — (Amtl. Berichte der 50. Versammlung deutsch. Naturfors. und Aerzte. München, 1877).

10. Vœchting. — Der Bau und die Entwickelung der Melastomeen (Bot. Abh. Bonn, 1875).

11. Kubin et Muller. — Entwickelungsvorgänge bei *Pistia Stratiotes* und *Vallisneria spiralis* (Bot. Abh. 1878).

12. Kny. — Entwickelung der Stammspitze von *Elodea Canadensis*. (Bot. Wandtafel, p. 102, Berlin, 1879).

13. Haberlandt. — Uber Scheitelwachstum bei der Phanerogamen (Mitth. der Nat. Vereins zu Steiermark 1880) (*Elodea*).

14. Korschelt. — Zur Frage über das Scheitelwachstum bei den Phanerogamen. (Jahrb. für wiss. Bot. 1884).

15. P. Groom. — Uber den Vegetationspunkt der Phanerogamen (Ber. der deutschen Bot. Gesell. 1885).

16. de Klercker. Sur l'anatomie et le développement du Ceratophyllum (Bihangtill K. Svenska Vet. acad. Handlingar, IX, Stockholm, 1885).

17. Douliot. Recherches sur la croissance terminale de la tige des Phanérogames. (Ann. Sc. nat. Bot. 7e Série. T. XI, p. 283, 1890).

18. L. Koch. Uber Bau und Wachstum der Sprosspitze der Phanerogamen, I, Die Gymnospermen. (Pringsheims Jahrbücher. 22. Bd. 1891, p. 491).

19. H. **Douliot**. Recherches sur la croissance terminale de la tige et de la feuille chez les Graminées. (Ann. sc. nat. Bot., 7me série. T. XIII, 1891, p. 93).

20. **Van Tieghem**. Traité de Botanique, 2me édition, Paris, 1891.

21. **Léon Flot**. Recherches sur la zone périmédullaire de la tige. (Ann. Sc. nat. Bot., 7me série, T. XVIII, 1893, p. 37).

22. I. **Baranetzky**. Sur le développement des points végétatifs des tiges chez les Monocotylédones. (Ann. Sc. nat. Bot., 8me série, T. III, 1897, p. 311).

23. I. **Baranetzky**. Recherches sur les faisceaux bicollatéraux. (Ann. Sc. nat. Bot., 8me série, T. XII, p. 327, 1900).

24. J. **Schoute**. — Die Stelár-Theorie. (Groningen, 1902).

25. **Mercklin**. Zur Entwickelungs geschichte der Blattgestalten. (Trad. in Ann. Sc. nat., T. VI, p. 215, 1846).

26. **Steinheil**. Observation sur le mode d'accroissement des feuilles. (Ann. Sc. nat., T. VIII, 1837).

27. **Trécul**. Mémoire sur la formation des feuilles. (Ann. Sc. nat., 3me série, T. XX, 1853).

28. N. J. C. **Müller**. Das Wachstum des Vegetationspunktes von Pflanzen mit decussirten Blattstellung (Jahrbuch für wiss. Botanik, Bd. V, p. 247).

29. **Warming**. Recherches sur la ramification des Phanérogames. (Kongeliges Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter. T. X, Copenhague, 1875).

30. **Van Tieghem**. Éléments de Botanique, Paris, 1898.

31. **Er. Belzung**. Anatomie et Physiologie végétales, Paris, 1900.

32. **Gaston Bonnier**. Sur l'ordre de formation des éléments du cylindre central dans la racine et dans la tige. (Comptes-rendus Acad. des Sciences, T. CXXXI, p. 781, 12 nov. 1900).

33. **Gaston Bonnier**. Sur la différenciation des tissus vasculaires de la feuille et de la tige. (Comptes-rendus Acad. des Sciences, T. CXXXI, p. 1276, 31 déc. 1900).

34. **Léon Flot**. — Sur l'origine commune des tissus dans la

feuille et dans la tige des Phanérogames, Comptes-rendus Acad. des Sciences. T. CXXXI, p. 1319, 31 déc. 1900).

35. H. Bouygues. — Structure, origine et développement de certaines formes vasculaires anormales du pétiole des Dicotylédones. Thèse de doctorat. Bordeaux, 1902.

36. La Hire. (Mémoire de l'Acad. des Sciences pour 1708, p. 231).

37. Dupetit-Thouars. — Essai sur l'organisation des plantes, considérée comme résultat du cours annuel de la végétation. Paris, 1806.

38. De Mirbel. — Note insérée au Bulletin de la Société philomathique de 1816. Citée par M. Duchartre. Traité de Botanique Paris 1882, p. 406.

39. Gaudichaud. — Recherches générales sur l'organographie, la physiologie et l'organogénie des végétaux. Mémoire de l'Acad. des Sciences du 12 avril 1841. (Ann. Sc. Nat. Bot., 2e série, T. XV, p. 266).

40. De Mirbel. — Anatomie du Palmier. (Ann. Sc. nat. Bot., 2e série, T. XX, 1843.

41. Gaudichaud. — Réponse à M. de Mirbel (Ann. Sc. nat, Bot., 2e série, t. XX, 1843.

42. Van Tieghem et Douliot. — Sur la polystélie. Ann. Sc. Nat., 7e série. T. IV., 1886).

43. O. Lignier. — De l'influence que la symétrie de la tige exerce sur le parcours, la distribution et les contacts de ses faisceaux libéro-ligneux. (Bull. Soc. Linnéenne de Normandie, décembre 1888 et avril 1889).

44. Léon Flot. — Sur la naissance des feuilles et sur l'origine foliaire de la tige. (Comptes-rendus Acad. des Sciences, 23 mars 1903).

45. A. Col. Sur la disposition des faisceaux dans la tige et les feuilles de quelques Dicotylédones. (Thèse, Ann. Sc. nat., 1904).

46 H. Kniep. — Sur le point végétatif de la tige de l'*Hippuris vulgaris*. (Ann. Sc. Nat. Bot. VIIIe série. T. XIX, p. 293. 1904).

HISTORIQUE

La question de l'origine de la feuille est intimement liée à celle de l'origine de la tige, car les premières productions auxquelles donne naissance l'activité de croissance du point végétatif consistent ordinairement en productions foliaires. Il y aurait donc lieu, si l'on voulait citer tous les travaux relatifs au mode d'apparition des feuilles, de rappeler la plupart des ouvrages qui ont trait à la croissance terminale.

Il nous paraît cependant que ce serait étendre outre mesure cet historique. En effet, si nous considérons la plupart des travaux publiés sur les deux sujets, nous voyons que souvent la question de la naissance des feuilles n'y intervient que pour fixer un point de théorie sur la croissance de la tige.

Nous nous contenterons donc de rappeler brièvement les idées actuellement en cours sur l'accroissement terminal du sommet végétatif. Nous y joindrons un résumé des connaissances relatives à l'origine de la structure de la feuille.

I. — ACCROISSEMENT TERMINAL DE LA TIGE

Bien des travaux ont été publiés sur ce difficile sujet, mais on peut dire en somme que jusqu'en 1890, les opinions diverses se groupaient autour de deux théories et avaient surtout pour objet de déterminer le nombre des initiales de la tige, ainsi que la part de chacune d'elles dans la formation des tissus.

D'un côté (1), Hofmeister [1, 2] pensait qu'il n'existe au sommet végétatif qu'une seule initiale (1857).

Mais cette opinion fut vivement combattue, en 1858, par Caspary [3] qui voyait au sommet végétatif trois rangées d'initiales (*Elodea*); et, en 1864, par Sanio [4, 5] qui avait étudié la tige de l'*Hippuris*.

En 1868, Hanstein [6, 7] établit la théorie qui, jusqu'à ce jour, a fait loi pour beaucoup de botanistes : il fait dériver tous les tissus de la tige de trois initiales ou groupes d'initiales superposées.

(1) Voir la liste des ouvrages cités.

L'externe, ou *dermatogène*, produirait l'épiderme; la couche moyenne ou *périblème*, donnerait toute l'écorce ; l'assise interne ou *plérôme*, donnerait naissance au cylindre central.

Cette théorie fut, dès son apparition, combattue par Pringsheim [8], qui ne reconnaît qu'une seule cellule terminale dans l'Utriculaire.

Dans la suite, de nombreux travaux ont été publiés sur ce sujet important. Les uns confirment la théorie de Hanstein, et lui donnent une généralité et une précision auxquelles son auteur n'avait peut-être pas pensé lui-même; en revanche, beaucoup d'autres ont pour objet de trouver des exemples qui l'infirment.

C'est ainsi que Nägeli [9] (1877) trouve que la feuille de l'Elodée s'accroît par une seule cellule terminale.

En revanche Voechting [10] (1875), Kubin et F. Müller [11] (1878), Kny [12] (1879), Haberland [13] (1880), appuient et confirment en tout ou en partie la théorie de Hanstein.

En 1884, Korschelt [14] reprend les idées de Hofmeister et de Nägeli. Dans les plantes précédemment étudiées : *Elodea*, *Utricularia*, *Ceratophyllum* ainsi que certaines Graminées : *Panicum*, *Festuca*, etc., il ne voit qu'une seule cellule terminale.

Mais ce travail est vivement discuté par P. Groom [15] (1885), de Klercker [16] (1885) qui ont étudié les mêmes plantes et abouti à des conclusions différentes.

En 1890, Douliot [17] reprend tous les travaux publiés sur ce sujet par les précédents auteurs : il cherche en particulier à contrôler les exemples étudiés par Hanstein. Dans deux mémoires publiés à un an d'intervalle, il étudia la croissance terminale de la tige des Gymnospermes, et des Angiospermes; ses observations portent sur un grand nombre d'espèces, mais beaucoup ne sont décrites que sommairement, ce qui s'explique par ce fait que Douliot ne cherchait qu'à déterminer ou à vérifier le nombre des initiales. Il est ainsi arrivé à conclure que la tige des Gymnospermes s'édifie à l'aide d'une seule cellule terminale tétraédrique ; celles des Angiospermes monocotylédones par deux cellules, dont l'interne est commune à l'écorce et au cylindre central ; celle des Angiospermes dicotylédones par trois assises de cellules, dont l'externe (dermatogène) donne l'épiderme, la moyenne l'écorce (périblème) ; l'interne (plérôme) le cylindre central.

A la même époque, un botaniste allemand L. Koch [18], recherchait de son côté l'origine de la structure et de la croissance des Phanérogames. La première partie de ce travail, comprenant l'étude des Gymnospermes, parut presque en même temps que le mémoire de Douliot ; mais les conclusions de ces deux savants ne concordent guère : M. L. Koch ne pense pas, en effet, que la tige d'une plante Gymnosperme soit déterminée par une cellule unique. Il croit au contraire que le point végétatif est composé d'une ou plusieurs cellules contiguës, sans rapport génétique défini avec les cellules voisines. Le dermatogène, c'est-à-dire l'histogène qui dans la théorie de Hanstein produit l'épiderme, n'existerait pas, parce qu'on trouve des cloisons tangentielles (périclines) dans l'assise extérieure. Le tissu qui se différencie le premier est la moelle ; en même temps l'assise extérieure se différencie en un jeune épiderme pendant que de l'assise intérieure proviennent l'écorce et le système vasculaire : ce dernier naît dans une zone annulaire située entre la moelle et l'écorce.

Le désaccord entre ces deux auteurs est plus sensible encore quand on examine les figures qui accompagnent leur travail. Pour Douliot, la succession des assises est bien nettement délimitée, et la filiation des segments successifs indiquée par des traits de force. Au contraire certaines figures du mémoire de M. Koch montrent au sommet végétatif un complexe de cellules dans lequel il serait bien difficile de reconnaître une suite d'assises initiales ou un arrangement en histogènes superposés.

Lequel de ces deux auteurs est dans le vrai ? Il semble bien que les assises initiales soient souvent plus visibles que ne l'indique M. Koch ; mais d'un autre côté la plupart des figures de Douliot ne sont guère que des schémas, ce qui s'explique par ce fait qu'il préférait les coupes épaisses aux coupes minces ; en outre ces figures sont dénaturées par l'emploi des traits de force et interprétées de façon parfois arbitraire. Aussi s'explique-t-on qu'il ait pu, à une année de distance, varier de façon notable dans ses conclusions, par exemple en ce qui concerne le point végétatif des Monocotylédones [19]. Cependant ses idées ont été, dans leur généralité, adoptées par beaucoup de botanistes, notamment par M. Van Tieghem [20]. Elles aboutissent en somme à la confirmation et à une systématisation de la théorie de Hanstein.

En 1893, dans un mémoire qui ne semble pas, de par son titre [21], avoir un rapport direct avec cette question, j'ai montré que, dans la région médullaire centrale de la tige, il y avait lieu de distinguer, sous le nom de *Zone périmédullaire*, la partie qui borde intérieurement la pointe ligneuse des faisceaux. C'est dans cette zone que prennent naissance les formations vasculaires considérées jadis comme médullaires, notamment le liber interne; elle tire son origine du méristème vasculaire, ainsi que je l'ai établi par des recherches sur la différenciation première des tissus dans le sommet végétatif.

Quelques années plus tard, M. Baranetzky [22] reprit l'étude du point végétatif dans les Monocotylédones, et récemment il a publié un travail consacré à l'étude du liber interne et des faisceaux bicollatéraux [23].

Dans le premier de ces travaux, M. Baranetzky pense que chez les Monocotylédones les tissus définitifs de la tige se forment rarement dans le méristème primitif. L'écorce, en tant qu'histogène distinct, n'existerait pas chez les Monocotylédones.

M. Schoute [24], examinant les conclusions de ce travail, pense qu'elles sont basées sur un trop petit nombre de coupes transversales et ne sont pas suffisamment fondées. Il examine notamment le cas du *Dracaena marginata* et ses conclusions viennent en opposition formelle avec celle de M. Baranetzky (24, p. 42).

Laissant de côté ce premier point, puisque le présent travail traite surtout des Dicotylédones, j'examinerai d'un peu plus près les conclusions du second mémoire de M. Baranetzky.

L'idée dirigeante de ce dernier travail, c'est que la théorie de Hanstein est toute spéculative, qu'elle ne s'appuie sur rien de fondé, et que les faits la contredisent sur beaucoup de points. M. Baranetzky examine en particulier la zone périmédullaire, qui est, comme je l'ai montré en 1893, une dépendance du méristème vasculaire [21], et s'attache à prouver que l'on ne trouve aucune limite anatomique ou histologique entre la moelle proprement dite et le tissu qui l'entoure (1). Partant de là, M. Baranetzky critique « l'idée qui domine actuellement dans l'anatomie des plantes vasculaires, à savoir que pour former les divers tissus primaires il existe, dans le cône végétatif, certaines couches de méristème destinées d'avance à ne produire que tels ou tels tissus définis. Après avoir rappelé la théorie des trois histogènes de Hanstein et constaté que ce principe domine dans presque tous les travaux d'anatomie botanique, l'auteur rappelle les cas qui sont en contradiction avec le principe de Hanstein. Je cite un passage qui a une grande importance relativement à notre sujet :

---

(1) Il se trouve précisément que certaines des figures publiées par M. Baranetzky montrent une zone périmédullaire parfaitement nette, notamment *Lycium europæum*.

« D'après Hanstein lui-même, à la formation des organes latéraux qui prennent naissance sur le point végétatif, ne participent que le dermatogène (méristème épidermique) et le périblème (méristème cortical), et non seulement dans la formation des feuilles, mais aussi des axes latéraux, quoique dans ces derniers les faisceaux ne doivent se former que du plérôme. Les feuilles forment pourtant aussi des faisceaux, et dans les axes eux-mêmes, où les faisceaux doivent se constituer aux dépens du plérôme (méristème vasculaire), leurs parties supérieures traversant l'écorce *ne peuvent former toujours que du périblème* [23] ».

C'est là, évidemment, l'une des plus fortes critiques qu'on ait élevées contre la théorie de Hanstein. Dans quelles limites est-elle fondée ? C'est ce que démontreront plus loin les faits anatomiques que nous exposerons dans ce travail.

Comme conclusion sur ce point, M. Baranetzky exprime l'avis que le principe de Hanstein, relatif à l'existence de « couches embryonales » est loin d'être *fondé* et n'exprime en réalité aucune loi organique. Le mot *fondé* a certainement dépassé la pensée de l'auteur, car dans un exemplaire qu'il m'a fait l'honneur de m'adresser, il a remplacé *fondé* par *fructueux*. La disposition particulière des assises cellulaires du sommet végétatif a en effet attiré depuis longtemps l'attention des anatomistes et leur a donné l'occasion d'exercer leur sagacité, mais tandis que les uns, avec Hanstein y veulent voir une relation d'origine entre les tissus embryonnaires et les tissus définitifs, les autres, avec Sachs, considèrent que cet arrangement est tout mécanique. On sait que Sachs, s'inspirant de considérations mathématiques applicables à l'arrangement des cellules dans les points végétatifs, a construit des figures théoriques qui ressemblent singulièrement à certaines figures d'embryons publiées par Hanstein.

M. Baranetzky adopte sur ce point la théorie de Sachs, et sans songer à nier que dans les tiges de Dicotylédones, certains tissus se différencient directement de certaines couches bien définies du méristème primitif, il pense que la destination des assises cellulaires nées du méristème primitif ne saurait être définie dès leur première apparition et qu'il n'est pas permis de dire qu'elles restent morphologiquement et histologiquement indépendantes l'une de l'autre. Pour ces raisons, le principe de Hanstein serait « un principe fictif, capable de troubler la marche impartiale des investigations et digne d'être abandonné ».

Enfin M. Schoute [24] dans une thèse de 1902, reprend toute la question et se propose de voir, par une méthode rigoureuse, en quoi la théorie des histogènes de Hanstein concorde avec la répartition des tissus adoptée par M. Van Tieghem et aussi avec la théorie stélaire. Il résume donc tous les travaux parus sur ce sujet, et montre que la théorie de Hanstein, justifiée dans le plus grand nombre des cas en ce qui concerne la racine, l'est beaucoup moins en ce qui regarde la tige. Il cite à ce propos les opinions des auteurs qui ont attaqué la théorie de Hanstein depuis son apparition, et notamment Nägeli, Guillaud, Warming, Haberlandt et L. Koch. Cependant, malgré les objections qu'ont produites les adversaires de cette théorie, il pense que si les trois histogènes, dans le cas où ils se montrent séparés, se différencient toujours, plus tard, dans les trois tissus primaires de Van Tieghem (épiderme, écorce, stèle), c'est déjà une chose importante en soi.

« Quand même cette disposition ne se retrouverait pas dans tous les méristèmes terminaux, cela n'altérerait en rien la signification de ce fait. L'ontogénie est assez souvent plus ou moins altérée et indistincte. En zoologie, les feuillets de l'embryon ne sont pas toujours non plus très faciles à montrer. C'est cependant sur eux que repose toute science embryogénique ».

J'ai tenu à consacrer une place importante à ces critiques, afin de mettre le lecteur en mesure de se faire une opinion personnelle sur les faits que je me propose de lui soumettre plus loin. Pour le moment, on voit que contrairement à ce que peuvent penser quelques anatomistes, certains principes généraux ne sont pas admis par tout le monde, et les doutes portent particulièrement sur les points suivants :

Existe-t-il des cellules initiales dont chacune donne naissance à des tissus définis, ou bien les initiales n'ont-elles pour rôle que de produire des cellules sans destination ultérieure bien précise? En d'autres termes, une cellule appartenant à une assise initiale donnée, par exemple au périblème de Hanstein, est-elle destinée à ne jamais donner que des éléments corticaux, et ne pourra-t-elle, le cas échéant, donner naissance à des vaisseaux ligneux ou libériens ?

Nous avons déjà noté sur ce sujet quelques opinions divergentes, mais ce qui est plus curieux, c'est qu'on rencontre souvent deux opinions contradictoires réunies côte à côte chez un même auteur.

Ainsi dans beaucoup d'ouvrages classiques, on admet la théorie des initiales de Hanstein ; on dit que l'initiale supérieure produit l'épiderme, la seconde l'écorce, la troisième le cylindre central. Mais à propos de certaines particularités du système vasculaire, on admet également que des faisceaux libéro-ligneux peuvent cheminer (?) dans l'écorce. N'est-ce pas admettre alors que les cellules de l'écorce peuvent se transformer en éléments vasculaires ? et n'y a-t-il pas entre ces deux opinions une véritable contradiction de principe ?

Si nous rapprochons cette contradiction de l'opinion émise par M. Baranetzky, à savoir que dans leur partie supérieure, la partie des faisceaux qui traverse l'écorce pour se rendre aux feuilles ne peut se former que du périblème, nous devrons convenir que de nouvelles recherches s'imposent sur ce sujet. Dans les descriptions qui vont suivre, nous porterons donc notre attention sur la disposition des cellules au sommet de la plante, en même temps que sur la destinée des cellules qui en proviennent.

II. — ORIGINE DE LA FEUILLE.

Nous n'avons jusqu'ici que peu de travaux originaux sur ce sujet. Quelques-uns des anatomistes qui ont étudié le point végétatif ont été amenés à s'occuper de la naissance de la feuille, mais en général d'une façon incidente, sauf en ce qui concerne les Cryptogames vasculaires et les Gymnospermes.

Pour les Phanérogames angiospermes, les seules plantes dont je m'occupe ici, la question est moins avancée. On comprendra que je ne puisse m'étendre sur les travaux dejà anciens qui ont trait surtout à la morphologie externe. De Mercklin [25], Steinheil [26], Trécul [27] se sont surtout occupés de déterminer *le sens de l'accroissement*, la direction de croissance et l'ordre d'apparition des folioles, des nervures ou des premiers vaisseaux. La véritable discussion, au point de vue qui nous occupe, commence avec les grandes découvertes relatives à la morphologie interne. Les premiers anatomistes qui s'occupent de ce sujet prennent comme matériaux d'études des plantes simples en apparence, comme l'*Elodea*, le *Ceratophyllum*, et l'on oppose à la théorie de Hanstein, qui vient de paraître, des exemples où le nombre des initiales est réduit, comme dans *Elodea*, *Ceratophyllum*, *Utricularia*, ou augmenté comme dans l'*Hippuris*. La feuille de l'Elodée a fourni à elle seule la matière de plusieurs mémoires contradictoires.

Mais ces cas particuliers, notamment celui des plantes aquatiques, ne sont simples qu'en apparence. L'adaptation à un régime spécial y a produit une réduction ou une simplification du plan général, ce qui rend plus obscure l'interprétation des phénomènes morphologiques. Il m'a paru qu'il était d'une méthode plus sûre de partir d'un cas général, de le vérifier par un grand nombre d'exemples et de ne passer que plus tard à l'étude des faits particuliers. Or prenons comme exemple une feuille de Dicotylédone, une feuille de Bouleau, je suppose. Nous devons avouer que nous possédons peu de renseignements sur la région ou sur les régions qui lui donnent naissance et sur l'organisation première de chacune de ses parties.

Beaucoup d'auteurs qui ont été amenés à s'occuper incidemment des premières feuilles pensent que les premiers bourrelets foliaires sont des émergences de l'écorce, qui produirait ainsi toute la feuille : l'épiderme de la tige deviendrait l'épiderme de la feuille, et les cellules corticales sous-jacentes donneraient les unes le parenchyme foliaire, les autres la région vasculaire (ou méristèle) de la feuille. La feuille serait donc dans cette acception, une production *corticale* dans laquelle le cylindre central de la tige enverrait, à travers l'écorce, des ramifications vasculaires.

En 1866, N. J. C. Müller [28] étudia la croissance terminale des plantes à feuilles opposées. Ses observations ont porté surtout sur le Frêne, le Gui, l'Œillet (*D. plumarius* et *barbatus*). Elles ont pour objet de montrer que dans ces plantes, la croissance en longueur et en épaisseur n'est jamais, en un même moment, au même stade de différenciation dans les parties considérées généralement comme homologues : les feuilles d'un même verticelle ne sont pas rigoureusement opposées, et deux verticilles successifs ne sont pas exactement perpendiculaires l'un à l'autre. En outre, des deux feuilles d'un même verticille, l'une est plus âgée que l'autre. A ce mémoire sont jointes des figures fort exactement dessinées.

Les considérations que développent C. Müller étaient inspirées par cette conception théorique que les feuilles sont insérées suivant une spirale plus ou moins resserrée, avec un angle de divergence qui peut varier d'un verticelle à l'autre. Cette théorie (prosenthèse) a été combattue plus tard par Sachs.

Le mémoire le plus important, au point de vue spécial qui nous occupe ici, a été publié par Warming (29). Cet auteur, examinant les rapports d'origine entre le périblème de Hanstein et l'écorce d'une part, entre le plérôme de Hanstein et le système vasculaire d'autre part, résume ainsi son opinion :

« Même dans le cas où l'arrangement des cellules dans le sommet de la tige est régulier, on est souvent en doute pour savoir si une rangée de cellules doit être rapportée aux couches du périblème ou du plérome ; dans beaucoup de cas, on reçoit l'impression que les couches du périblème ne sont que des séries de plérome qui se réunissent régulièrement en haut, et les séries du plérome, des couches du périblème qui, dans la partie supérieure, se confondent les unes avec les autres et par suite, sont interrompues et se terminent par un groupe de cellules plus irrégulier. Le plérome dans un bourgeon provient d'ailleurs le plus souvent des couches du périblème, ce qui rend un passage de l'un à l'autre facile à comprendre.

« Je dois donc conclure que la différence essentielle que M. Hanstein a établie entre le périblème et le plérome, à savoir que le premier constitue le méristème d'où les phyllomes, les kaulomes et toute l'écorce primaire tirent leur origine, tandis que le second est le méristème-mère du système fibro-vasculaire, que cette différence, dis-je, en beaucoup de cas n'est pas reconnaissable dans l'histologie du sommet de la tige, fait que M. Hanstein n'a pas manqué de signaler dans : die Scheitelzellgruppe, p. 128 (1).

« Une autre question qui se présente ensuite est celle de savoir si la distinction tranchée entre des couches et séries de cellules, qu'on peut constater en beaucoup d'autres endroits, nous indique réellement la limite entre le méristème-mère de l'écorce primaire et celui du système fibro-vasculaire ; je n'ai pu porter sur ce point toute l'attention convenable, mais je n'ai aucune raison de douter de l'exactitude des assertions de MM. Hanstein, Schnitz et Reinke à cet égard. »

Plus loin, l'auteur ajoute que les phyllomes naissent, dans tous les cas, des couches extérieures du périblème.

En somme, Warming pense que tous les tissus concourant à la formation des organes foliaires (feuilles, bourgeons axillaires, bractées) tirent leur origine du périblème. C'est là l'opinion couramment admise par les botanistes jusqu'en 1890 et nous la retrouvons dans tous les traités classiques. En 1890 et 1891, Douliot publie ses recherches sur le point végétatif des Phanérogames. Mais comme je l'ai dit plus haut, le but de son travail était surtout de déterminer le nombre des histogènes dans les différentes familles végétales : il ne s'occupe donc de la feuille que d'une manière accessoire et simplement pour montrer que le nombre des initiales de la feuille concorde toujours avec le nombre d'initiales de la tige. Lorsqu'il y a trois histogènes, c'est-à-dire lorsque tous les tissus de la tige proviennent de trois assises initiales, l'épiderme de la feuille continue celui de la tige, le parenchyme foliaire provient de la seconde assise initiale et le tissu vasculaire de la feuille naît de la troisième assise. Il donne ces détails à propos de la description de *Berberis vulgaris* et de *Veronica Beccabunga*, mais sans y insister.

Dans la seconde édition de son Traité de Botanique, M. Van Tieghem [20] continue à considérer la feuille et le bourgeon axillaire comme naissant le plus souvent d'un groupe de cellules corticales ; mais dans l'édition abrégée parue en 1898 [30] l'éminent professeur adopte les idées de Douliot et les généralise (p. 288). C'est ainsi qu'il attribue à la feuille de Fusain, de la Menthe, de la Lysimaque trois initiales ou groupes d'initiales, et deux seu, lement au Potamot et à l'Elodée.

---

(1) Wo dagegen die inneren Periblemlagen durch unregelmässige Zelltheilung der Form nach in das Plerom übergehen, dürfen wir umgekehrt im Auftreten des Procambiums die natürliche Grenzlinie des Pleroms erkennen.

En 1900, M. Belzung [32] a publié un important traité d'anatomie et de physiologie végétales, qui forme comme un exposé très documenté de nos connaissances actuelles sur les végétaux. Et cependant, malgré sa connaissance parfaite de toutes ces questions- M. Belzung ne parle de l'origine des feuilles qu'avec une réserve qui a pour nous une importance significative. « L'ébauche première d'une feuille à l'intérieur d'un bourgeon consiste, dit-il, en un petit mamelon latéral (et il cite à l'appui de la figure de Koch relative au *Tsuga canadensis*) de nature purement cellulaire, issu le plus ordinairement, chez les Phanérogames, du cloisonnement d'un petit *groupe de cellules épidermiques et de cellules corticales* [31, p. 330]. »

On voit par cet exposé que le doute règne encore au sujet de l'origine des tissus de la feuille. Pour Warming, la feuille naît des cellules corticales. C'est également l'opinion de M. Van Tieghem dans la seconde édition de son Traité de Botanique ; dans un autre ouvrage, M. Van Tieghem adopte les conclusions de Douliot qui n'ont guère que la valeur d'une hypothèse et manquent de généralité ; en outre il est bon de remarquer que ces conclusions sont incompatibles avec la théorie stélique, qui admet des faisceaux corticaux. Pour M. Baranetzky, il n'existe aucun rapport véritable entre la provenance initiale d'une cellule et son mode de différenciation ultérieure ; mais M. Belzung admet l'origine corticale des tissus foliaires.

D'ailleurs si nous comparons nos connaissances sur ce point avec celles que nous possédons sur les autres formations végétales, nous sommes frappés de voir à quel point nous manquons ici de données exactes. Tous les mémoires et traités de Botanique abondent en figures ou en schémas donnant une idée exacte de la constitution anatomique de toutes les parties d'une plante. Nous savons comment naît et se développe une anthère, un embryon, un prothalle, nous sommes même en mesure de décrire l'origine et le développement de la feuille des Cryptogames vasculaires, mais en ce qui concerne les Phanérogames nous sommes loin d'être aussi avancés et l'on peut dire qu'il n'existe, surtout pour les Angiospermes, aucune figure bien claire. Celles qu'a publiées Douliot sont en général à une échelle trop petite et comme nous l'avons dit plus haut, les rapports entre les diverses assises de cellules sont rendus difficiles à apprécier ou même sont faussés par l'emploi des traits de force. En outre la méthode employée par cet auteur manque de la précision scientifique qu'on est en droit d'exiger dans des recherches ausssi délicates.

C'est donc cette pénurie d'observations précises et l'espèce d'incertitude générale qui en résulte qui m'ont conduit à entreprendre ce travail. Depuis que je l'ai commencé, voilà bientôt dix ans, la question a fait un pas et s'est éclairée d'un nouveau jour. Dans deux notes présentées en 1900 à l'Académie des Sciences, M. Gaston Bonnier [32, 33] exposait d'une part, l'analogie de structure entre la tige et la racine quant à la marche du développement des faisceaux, d'autre part l'influence de la feuille sur le développement et la structure terminale de la tige. C'est surtout cette dernière note qui nous intéresse ici. Après avoir montré que la structure de la tige, dans une pousse de l'année, est sous la dépendance étroite des prolongements des feuilles, M. Gaston Bonnier s'occupe de l'origine de chacune des parties du limbe : il démontre par des coupes faites dans de jeunes feuilles (Camellia) qu'en dedans des assises externes du limbe, formées par l'épiderme et l'écorce, se trouve une lame moyenne épaisse de méristème vasculaire, dans lequel les faisceaux libéro-ligneux naissent et développent leurs éléments en files semi-circulaires reliant les deux pôles du faisceau. Ce n'est que plus tard que les cellules séparant les faisceaux se différencient en parenchyme palissadique et en parenchyme lacuneux.

Les recherches que je poursuivais déjà à cette époque m'avaient conduit à une conclusion analogue. J'avais pu établir en outre l'origine première des différents tissus foliaires en partant des cellules initiales.

Aussi M. Gaston Bonnier, le jour où il communiquait à l'Académie le résultat de ses recherches présentait-il une note [34] contenant un abrégé des principales conclusions auxquelles j'étais parvenu de mon côté. Elles confirmaient et corroboraient celles auxquelles il était arrivé par une autre méthode. Dans ma note, j'insistais en particulier sur le fait que, au sommet végétatif, il y a continuité et communauté d'origine entre les mêmes tissus dans la feuille, dans le bourgeon et dans la tige.

Deux ans après cette communication, M. Bouygues [35] signala quelques formes vasculaires anormales dans le pétiole des Dicotylédones. Dans certaines de ces plantes, le système libéro-ligneux du pétiole est disposé en forme d'arc, d'abord ouvert à la partie supérieure. Plus tard, cet arc se ferme et les faisceaux de la plage de fermeture naîtraient, d'après les observations de M. Bouygues, dans un méristème d'origine *corticale*.

Cette observation se trouve en contradiction avec ma note précédente [34] ; elle mérite d'être contrôlée avec soin, car si elle se vérifiait, elle apporterait un sérieux appui aux idées que nous avons signalées précédemment à propos du travail de M. Baranetzky. C'est ce que nous ferons plus loin, en étudiant la Vigne vierge (*Ampelopsis hederacœa*).

Pour terminer cet historique, je citerai un travail de M. Kniep [46], paru en 1904. L'auteur reprend les expériences de M. Schoute [24] et les soumet à une vérification rigoureuse, en ce qui concerne l'*Hippuris vulgaris*. Pour lui, cette plante présente une relation constante entre les tissus différenciés et les histogènes. M. Schoute affirmait — et ce fait venait en contradiction avec la théorie stélique — que certaines assises de l'écorce proviennent du plérome. M. Kniep a suivi avec attention le développement des cellules de la cinquième assise et a pu voir que l'écorce provient tout entière des cinq assises du périblème, ce qui confirmerait la théorie de Hanstein et celle de M. Van Tieghem.

III. — RAPPORTS ENTRE LA FEUILLE ET LA TIGE.

L'étude des rapports qui existent entre les feuilles et la tige a soulevé jadis de très vives controverses.

En 1806, Dupetit-Thouars [37], reprenant une ancienne théorie de La Hire [36] considère l'épaississement annuel de la tige comme formé par des productions radiculaires des bourgeons.

Au contraire, de Mirbel [38] admet que la tige s'accroît en épaisseur grâce à l'action d'une couche de tissu régénérateur, appelé cambium. Ainsi la tige serait un organe autonome dont l'épaississement n'aurait rien de commun avec les productions foliaires ou gemmaires.

A la même époque, le botaniste suédois Agardh développe des idées analogues à celles de Dupetit-Thouars. Chaque feuille en s'organisant, produit un bourgeon, une partie libre, qui est le limbe et une partie basilaire, cohérente avec les productions antérieures. Cette dernière région fait partie de la tige : c'est une *queue* de feuille. La tige, ainsi envisagée, serait une somme de queues de feuilles.

Les théories d'après lesquelles l'accroissement de la tige serait sous la dépendance des productions foliaires prirent une importance beaucoup plus grande en 1841, par la publication d'un mémoire célèbre de Gaudichaud [39]. Dans ce travail, la plante est représentée comme une association d'individus, que Gaudichaud appelle *phytons*. Un phyton comprend une partie ascendante, qui donne la feuille et le bourgeon, et une partie descendante, qui contribue à épaissir la tige et peut donner, à sa base ou latéralement, une racine. La tige serait ainsi « une association de rachis phytonaires » (Belzung).

Pour ruiner cette théorie, de Mirbel publia alors un mémoire sur l'anatomie du Palmier [40] ; les principes qu'il y développait venaient en contradiction formelle avec ceux qu'avait soutenus Gaudichaud. Aussi ce dernier y répondit-il, non sans vivacité [41], en promettant à l'Académie des sciences d'appuyer ses théories par des exemples ; mais ceux qu'il produisit (*Dracœna*) préparés par macération, étaient sans grande valeur anatomique.

Ensuite vinrent les théories de Nägeli, de Hanstein, d'après lesquelles les faisceaux se forment aux dépens d'un méristème primitif, provenant des initiales de la tige, et peu à peu les idées de Gaudichaud perdirent leurs partisans.

En 1886, M. Van Tieghem modifia la théorie de Hanstein en y introduisant la notion de *stèle* [42]. Mais pour cet auteur comme pour les deux précédents, la tige est un organe autonome, dont les feuilles ne sont que des appendices ; elle peut même posséder des faisceaux propres (caulinaires), sans relations avec les feuilles.

Depuis quelques années cependant, l'observation de certains faits anatomiques a rappelé l'attention sur les idées d'Agardh et de Gaudichaud. M. Lignier [43] a signalé un exemple de raccordement vasculaire qui montre que ce ne sont pas les faisceaux de la tige qui se ramifient pour se rendre aux feuilles, mais bien les faisceaux foliaires qui vont se raccorder à ceux des traces précédentes (*Atriplex portulacoïdes*).

Dans sa seconde note citée plus haut, M. Gaston Bonnier [33] montre que la structure de la tige, dans un entre-nœud pris sur un rameau de l'année, dépend de la structure que présente la feuille située au-dessus.

Pour ma part, dans la note précédemment citée [34], je montrais que les tissus de la tige et ceux de la feuille sont en parfaite continuité, et non, comme on le dit encore actuellement, que la feuille naît aux dépens de cellules corticales et que ses faisceaux *se raccordent à travers l'écorce*, avec ceux du cylindre central.

En outre, dans une autre note, parue en 1903 [44], je signalais les principaux points développés dans le présent mémoire, notamment le mode de naissance des feuilles et la dépendance foliaire de la tige. Je n'y insisterai pas davantage puisque ces observations seront plus loin examinées en détail.

Enfin au moment où ce travail était en voie d'impression, M. Col [45] a publié une thèse dans laquelle il énonce certaines idées qui ne sont que le développement de celles de M. Lignier. La partie la plus originale de ce travail est à mon avis celle où l'auteur montre comment les faisceaux de feuilles peuvent devenir quelquefois périmédullaires. J'y ai trouvé la confirmation de ce fait que ces faisceaux naissent toujours dans le méristème vasculaire, comme je l'avais signalé en 1893 [21]. Et bien que je puisse me croire fondé à exprimer quelques réserves sur la façon dont M. Col apprécie ou cite mes travaux [45, p. 4], il ne m'en coûte rien de reconnaître que j'ai pu vérifier, au cours de ces recherches, l'exactitude de certaines des observations qu'il rapporte, notamment la diminution d'épaisseur des faisceaux de haut en bas et leur mode de jonction avec les sympodes formés par les précédentes traces foliaires.

Mais les travaux de M. Lignier et de M. Col ne nous apprennent rien quant à l'origine exacte des tissus foliaires, car les faisceaux dont s'occupent ces botanistes sont déjà différenciés. En outre le fait qu'un faisceau diminue de volume de haut en bas ne suffit peut-être pas à prouver que sa différenciation est basipète.

J'ajouterai que dans ces derniers travaux les rapports entre les diverses traces foliaires, comme aussi certains détails de structure ne sont indiqués que par les croquis schématiques, et dans beaucoup de cas, ce mode de représentation est insuffisant au point de vue de la précision anatomique qui convient à un pareil sujet.

En terminant cet historique, je tiens à dire que quelle que soit mon opinion au sujet des théories qui ont été exposées ci-dessus, je laisserai à partir de ce moment la parole aux faits, sans chercher, à propos de chaque observation, à confirmer ou à réfuter un point de doctrine qui s'y rattache J'estime qu'en cette matière, il faut examiner les choses, comme je m'y suis appliqué, sans idée préconçue, sans se sentir lié ou guidé par aucun système. Ce n'est que dans la partie relative aux conclusions que nous examinerons en quoi les faits observés confirment ou contredisent les notions jusqu'ici acceptées comme exactes.

MODE OPÉRATOIRE

De tous les procédés recommandés pour faciliter l'observation des cellules du point végétatif, il n'en est point qui donnent des résultats aussi sûrs et aussi rigoureusement exacts que l'inclusion des objets à étudier et leur examen par coupes en séries. C'est le seul procédé qu'on puisse aujourd'hui employer dans les recherches un peu délicates, le seul qui permette d'assurer que telle coupe est bien une coupe médiane et non une coupe tangentielle et réciproquement.

Tous les sommets des tiges observées ont donc été inclus en paraffine et coupés en séries. Les préparations figurées ont été dessinées à la chambre claire, même lorsqu'il ne s'agissait que de croquis schématiques. Une grande partie des coupes sont faites dans le sens de l'axe de la tige, et avec un peu d'habitude, il est facile d'orienter l'objet de façon que l'axe et la coupe soient rigoureusement parallèles. Les microtomes modernes sont tous munis de dispositifs qui permettent d'assurer ce parallélisme.

J'ai déjà dit pourquoi je préfère à toutes autres les coupes longitudinales, du moins en ce qui concerne le sujet qui nous occupe. Des coupes transversales faites très près du sommet ne peuvent nous donner une idée de la disposition respective des cellules initiales et risquent de nous faire prendre pour des cellules médullaires les initiales du sommet lui-même, qui se trouvent au centre de la coupe et qu'aucune différenciation ne signale à notre observation. En outre, la disposition des méristèmes dans une feuille très jeune, coupée transversalement, nous donne la topographie des diverses régions, mais ne peut nous renseigner sur les rapports d'origine ou de continuité de ces tissus avec ceux de la tige. Ces rapports se trouvent au contraire élucidés très clairement par l'examen d'une bonne coupe longitudinale, surtout si la démonstration est complétée par l'observation de la coupe transversale correspondante, car les deux genres de coupes, loin de s'exclure l'un l'autre, se complètent utilement.

Quelle que soit l'indication portée dans l'explication des figures, en ce qui concerne le grossissement, il me paraît nécessaire de dire que tous les détails anatomiques, toutes les coupes du point végétatif ont été dessinés au grossissement de 400 ou de 500 diamètres. C'est une condition qui me paraît indispensable pour qu'on puisse répondre de l'exactitude des dessins. Toutefois, pour permettre d'insérer plus commodément les figures dans le texte, certains dessins ont été réduits par la photographie.

Observations sur le plan de ce travail

Dans une telle étude, il semble assez logique de s'adresser d'abord à des plantes à feuilles distiques, puis d'étudier les feuilles opposées et enfin les feuilles alternes. C'est l'ordre que je m'étais d'abord proposé ; mais j'ai dû l'abandonner à cause de certaines difficultés dont on pourra se rendre compte plus loin ; et j'ai reconnu que le cas le plus simple et le plus démonstratif était fourni par les plantes à feuilles opposées. En pratiquant de bonnes coupes radiales, il est facile de se rendre compte de la marche de la différenciation parce que les mêmes phénomènes sont répétés symétriquement sur la même coupe.

Cette répétition est un excellent moyen de vérification et force l'observateur à n'admettre comme fondés que les phénomènes qui se manifestent à la fois du côté gauche et du côté droit.

Souvent, en observant les différenciations de deux feuilles opposées, on s'aperçoit que les faits observés ne sont pas complètement identiques des deux côtés et que la différenciation n'est jamais au même stade dans les deux feuilles. Cela n'a rien d'étonnant si l'on songe à l'influence de l'exposition sur le plus ou moins grand développement des régions de la tige ; mais cette légère différence entre les deux feuilles observées est encore un moyen de contrôle qui a sa valeur.

Enfin dans les plantes à feuilles distiques (Orme, Tilleul), l'observation des phénomènes de croissance est souvent gênée par un développement très rapide des feuilles relativement jeunes. Cette rapidité de croissance ne permet pas toujours de suivre facilement les diverses modifications qui se produisent dans les différentes régions de la feuille.

Aussi m'a-t-il paru plus commode, pour l'intelligence des faits, de décrire d'abord la marche de la différenciation dans des plantes à feuilles opposées, et de comparer ensuite les phénomènes que nous y aurons observés à ceux qui se montrent dans les plantes à feuilles distiques, puis aux feuilles alternes. Dans un sujet aussi compliqué, l'ordre logique n'est pas toujours le plus clair.

Les plantes étudiées appartiennent toutes aux Angiospermes dicotylédones, sauf l'Asperge qui ne figure ici qu'à titre de cas particulier. Comme on pourra le voir par la liste ci-dessous, j'ai pris comme sujets d'études les plantes les plus communes, au hasard des rencontres. Ce sont notamment :

Lonicera Caprifolium L.
Cornus sanguinea L.
Galium Cruciata Scop.
Rubia tinctorum L.
Fraxinus excelsior L.
Mercurialis annua L.
Lycopus europæus L.
Aristolochia Clematitis L.
Ulmus campestris L.
Ampelopsis hederacæa Michsc.
Phytolacca abyssinica Hoffm.
Asparagus officinalis L.
Evonymus japonicus Scop.
Vicia sativa L.
Hedera Helix L.
Betula alba L.
Quercus pedunculata Ehrh.

Chacune de ces plantes a fourni la matière de plusieurs séries de coupes, afin d'obtenir les premières feuilles à divers stades de développement. En outre, d'autres plantes dont la différenciation foliaire est analogue aux précédentes ont été étudiées, mais ne seront pas décrites. Nous citerons :

Stachys spectabilis.
Syringa vulgaris.
Pisum sativum.
Phlox Drummondii.
Helianthus laetiflorus.
Ilex aquifolium.
Rubia lucida.
Faba vulgaris.
Tilia europæa.

(A suivre).

LA MENTHE POIVRÉE BASILIQUÉE

par M. Marin **MOLLIARD**

(Planches 12 et 13)

On observe fréquemment dans les plantations de Menthe poivrée des environs de Grasse des individus absolument transformés ; leur aspect général rappelle celui des sommités défleuries du Basilic (*Ocymum Basilicum L.*), si bien que les cultivateurs désignent les pieds modifiés de Menthe sous le nom de *Menthe basiliquée* (1). La transformation est plus ou moins étendue; tantôt tous les rameaux d'une même plante la subissent également, tantôt on observe sur le même pied des rameaux normaux à côté de tiges basiliquées.

Dans tous les cas il s'agit d'une castration absolue, c'est-à-dire qu'il ne se développe jamais de fleurs, même à l'état d'ébauche, sur les rameaux modifiés ; les tiges qui subissent la transformation et qui par leur disposition sur la plante seraient, dans les conditions normales, terminées par des inflorescences, sont le siège d'une ramification répétée et indéfiniment végétative ; les dernières tiges qui proviennent de celle-ci portent un grand nombre de petites feuilles pressées les unes contre les autres (Pl. 13, fig. 3, *f*), et auxquelles correspondent des bourgeons *b* qui restent inclus à l'intérieur de ces feuilles axillaires ; ce sont ces nombreuses petites masses foliacées terminales qui donnent aux rameaux modifiés (Pl. 12, fig. 2) leur aspect si caractéristique et si différent par sa compacité du port léger des rameaux normaux (Pl. 12, fig. 1).

Les grandes feuilles de la base des rameaux basiliqués sont très différentes des feuilles ordinaires ; celles-ci sont très nettement pétiolées ; leurs nervures sont disposées suivant le mode penné et le contour du limbe offre des dents accentuées ; dans les rameaux basiliqués ces feuilles apparaissent comme sessiles ; leur nervation a une apparence palmée et les dents sont à peine visibles ou tout à fait absentes ; de plus leur forme est élargie et par suite moins lancéolée.

---

(1) La maladie qui fait l'objet de cette étude a été signalée il y a quelques années par M. Charabot qui s'est occupé de certaines modifications physiologiques présentées par la *Menthe basiliquée* et auxquelles je ferai allusion plus loin ; qu'il me soit permis de le remercier ici d'avoir bien voulu me soumettre ce cas pathologique et me procurer les matériaux nécessaires à son étude.

La modification qui porte sur la nervation est particulièrement frappante ; car on est en présence d'un caractère qu'on est habitué à considérer comme ayant une haute importance dans la classification, parce qu'il est ordinairement très peu sujet à variations ; qu'on se rappelle l'emploi qu'on en fait, en se basant sur sa fixité, en paléontologie végétale. En fait si on examine un très grand nombre de feuilles modifiées il est facile de se rendre compte qu'il existe de nombreux intermédiaires de nervation entre les deux types extrêmes que nous venons d'envisager ; la disposition palmée apparaît comme procédant de la nervation normale par la suppression du pétiole et la prédominance que prennent quelques nervures latérales issues de la base du limbe, en même temps que la nervure médiane se ramifie d'une manière moins intense.

Les petites balles foliacées terminales sont constituées par des feuilles ayant les mêmes caractères généraux et présentant de nombreux poils unicellulaires disposés sur leur bord, vers leur extrémité ; en cela elles rappellent les dernières bractées florales des tiges normales dont elles continuent à différer par leur forme plus trapue, l'irrégularité de leur contour et même de leur surface qui est irrégulièrement bosselée.

Les tiges des plantes ou portions de plantes transformées perdent aussi rapidement un caractère important puisqu'il est très général dans tout l'ensemble de la famille des Labiées ; de carrée leur section se rapproche de plus en plus de la forme circulaire, à mesure que la ramification est plus abondante.

A ces modifications extérieures correspond une structure différente pour les deux sortes de feuilles ; si on s'adresse aux feuilles les plus comparables, celles de la base des rameaux normaux (Pl. 13, fig. 5) et transformés (Pl. 13, fig. 6), on constate que l'épaisseur du limbe de ces dernières est réduite d'une manière appréciable, ce qui correspond, non pas à une diminution dans le nombre des assises cellulaires, mais à une réduction des dimensions des différents éléments ; le fait est particulièrement frappant pour l'assise palissadique *p* qui est très peu développée dans la feuille modifiée.

Il est bien évident que les fonctions de la feuille subissent des modifications quantitatives et peut-être qualitatives en même temps que s'observent ces changements de structure ; c'est à de tels changements fonctionnels intimes qu'il faut rapporter la stérilité des plantes basiliquées ; une conséquence physiologique intéressante de cette castration a été signalée par M. Charabot (1) ; elle consiste en ce que dans les pieds basiliqués l'essence produite est plus abondante, mais de moindre qualité. Sa teneur en menthone est plus faible (3 p. 100 au lieu de 10 p. 100). La menthone se forme en effet surtout dans les inflorescences, et M. Charabot a été amené par ce cas tératologique à étudier les modifications subies par l'essence dans les diverses régions de la menthe normale.

C'est à un cas de parasitisme, on l'a deviné, que se rapportent les modifications que nous venons d'étudier ; si on examine attentivement un petit glomérule foliaire terminal, on voit facilement, même à l'œil nu, s'agiter entre les feuilles qui le constituent de nombreux petits Acariens appartenant au groupe des Phytoptides et au genre *Eriophyes ;* la figure 1 de la planche 13 représente l'animal femelle vu par sa face ventrale et la figure 2 la partie dorsale du céphalothorax.

La femelle mesure environ 250 μ de long sur 70 μ de large ; on la reconnaît facilement à la présence de ses gros œufs sphériques. Le céphalothorax est largement ovale ; il est orné d'une crête médiane et de deux crêtes latérales presque parallèles à la précédente à laquelle elles sont reliées à la base par une crête semi-circulaire ; sur les côtés et en avant s'observent deux nouvelles crêtes distinctes vers leur partie antérieure, soudées au contraire en arrière ; deux soies très écartées l'une de l'autre, longue de 25 μ, sont insérées à la partie postérieure du céphalothorax sur des mamelons très nets ; presque toute la surface du bouclier est couverte de petites stries disposées en lignes régulières qu'il suffira d'observer sur la figure 2.

Les deux paires de pattes sont bien développées ; la soie plumeuse que porte le dernier article présente cinq paires de barbules insérées obliquement sur l'axe médian.

L'abdomen est très finement annelé ; on peut compter jusqu'à

---

(1) Roure-Bertrand fils : *Bull. scient. ind.*, 1^{re} série, n° 1, p. 16.

100 anneaux ; la plaque génitale antérieure qui recouvre la plaque postérieure présente des striations longitudinales, souvent très régulières, mais pouvant être (c'est le cas pour l'individu dessiné) interrompues vers la région médiane.

Les soies latérales mesurent en moyenne 22 μ, les soies ventrales antérieures 12 μ, les soies ventrales moyennes 12 μ et les soies ventrales postérieures 22 μ ; les deux soies ventrales moyennes sont sensiblement plus rapprochées l'une de l'autre que les soies des deux paires antérieure et postérieure ; les soies caudales ont une longueur de 25 μ et sont accompagnées de soies accessoires très visibles de 2 μ environ.

Ces dimensions, surtout en ce qui concerne les soies caudales, correspondent à des soies peu développées par rapport à ce qu'on observe généralement chez les *Eriophyes*.

J'appellerai ce parasite *Eriophyes Menthæ*, espèce nouvelle qui se distinguera facilement de différentes espèces vivant sur d'autres Labiées, auxquelles elles infligent des modifications analogues à celles que subit la menthe poivrée. C'est ainsi qu'*E. mentharius* Can.(1) vivant sur *Mentha silvestris* et *E. megacerus* Can. et Massal.(2), sur *Mentha aquatica* présentent une soie plumeuse à 4 rayons alors qu'*E. Menthæ* a 5 rayons.

Par contre *E. Menthæ* présente beaucoup d'analogies avec *E. Thomasi* Nal. (3), vivant sur *Thymus Serpyllum* et *E. Origani* Nal. (4) ; *E. Thomasi* femelle est de même taille que notre espèce (240 μ sur 65 μ), sa plaque génitale offre une ornementation semblable ; le bouclier céphalothoracique présente des crêtes dont la disposition est assez voisine, bien que présentant des différences de détail ; c'est ainsi que les crêtes latérales se réunissent en avant dans *E. Thomasi*, alors que c'est en arrière dans notre parasite ; les soies dorsales sont sensiblement plus courtes dans *E. Menthæ* que dans *E. Thomasi*.

Notre espèce ressemble beaucoup plus à *E. Thomasi* qu'à *E. Origani* ; or, Nalepa (5) n'est pas éloigné de regarder cette dernière

(1) Canestrini : *Atti Soc. Veneto-Trent*, t. **12**, p. 19.

(2) Canestrini et Massalongo : *Bull. Soc. Veneto-Trent*, t. **5**, p. 152.

(3) E. Nalepa : *Sitzungsber. Akad. Wien.*, t. **98**, I, p. 135, pl. 6 (fig. 1-3).

(4) A. Nalepa : *Nova acta Akad. Leopold*, t. **55**, p. 377, pl. 2 (fig. 1-2).

(5) A. Nalepa : *Eriophyidæ* dans « Tierreich », 1898, p. 37.

forme, malgré quelques caractères différentiels, comme une sous-espèce de *E. Thomasi.* Si on entre à cet égard dans les vues du savant monographe des Phytoptides il faudrait *a fortiori* regarder *E. Menthæ* comme une nouvelle sous-espèce d'*E. Thomasi*; il différerait alors de l'autre sous-espèce, *E. Origani*, par une taille plus grande (*E. Origani* femelle ne mesure que 180 μ sur 40 μ), par des soies caudales beaucoup plus courtes, par une ornementation du bouclier céphalothoracique différente dans ses détails.

Quoi qu'il en soit de la façon dont on comprend la valeur systématique de ces différents caractères, ce qu'il est intéressant de retenir c'est que, dans des espèces voisines de Phanérogames, appartenant à une famille très homogène, on observe des cas de parasitisme aboutissant à des modifications comparables de l'hôte, et que les parasites correspondants sont fort peu distincts dans un genre où les caractères des espèces les mieux définies portent déjà sur des détails de structure ; on est donc amené à regarder les différentes espèces affines d'*Eriophyes* qui nous occupent comme résultant d'adaptations à des conditions physiologiques très peu différentes ; il y a ici un rapport très net entre la faible intensité des modifications subies par les parasites à partir de la forme souche et la parenté des plantes hospitalières.

Nous avons décrit les modifications subies par la plante du fait de l'attaque des Acariens ; ceux-ci envahissent les rameaux dès qu'ils sont sur le point de sortir de terre ; les feuilles les plus externes sont les moins modifiées ; elles sont rapidement abandonnées par les *Eriophyes* qui se localisent toujours vers l'extrémité des bourgeons, et elles peuvent acquérir une structure voisine de celle des feuilles normales ; mais les feuilles plus jeunes qui effectuent tout leur développement en présence des parasites sont beaucoup plus déviées de leur différenciation ordinaire ; les cellules superficielles qui sont constamment soumises à l'action des *Eriophyes* ne tardent pas à périr, à se dessécher, formant une zone noirâtre facilement visible sur une coupe d'un bourgeon terminal (Pl. 13, fig. 3 et 4 : *m*) ; c'est cette action destructive des parasites dans les glomérules terminaux qui paraît limiter la croissance de la plante.

Très nombreux dans les rameaux basiliqués jusque vers le mois de juillet les parasites disparaissent peu à peu, et on ne les rencontre plus vers le mois d'août dans les rameaux qu'ils ont transformés. Ils hivernent évidemment dans la terre, près de la souche ou à sa surface même, car un pied une fois modifié réapparaît tous les ans avec la même transformation. Des individus basiliqués qui m'ont été envoyés de Grasse et ont été replantés dans un jardin à Paris se sont montrés, les deux années suivantes, avec des rameaux basiliqués, alors que toutes les parties aériennes des plantes avaient été supprimées avant la mise en terre des rhizômes.

On ne connaît aucun remède pratique contre l'attaque des *Eriophyes* : on se borne actuellement à abandonner la culture de la menthe poivrée dans les champs où les pieds basiliqués deviennent trop nombreux ; mais il est bon de faire observer que les rhizômes dont on se servira pour établir de nouvelles cultures devront être choisis dans les champs indemnes de la maladie ou tout au moins empruntés à des pieds sains et suffisamment éloignés d'individus malades, de manière à diminuer les chances de transport des parasites par les rhizômes ou la terre qui leur est atténuante.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE 12

Fig. 1. — Rameau normal de Menthe poivrée.

Fig. 2. — Rameau basiliqué de Menthe poivrée (légère réduction).

PLANCHE 13

Fig. 1. — *Eriophyes Menthæ* ♀, face ventrale (G = 400).

Fig. 2. — *Eriophyes Menthæ* ♀, céphalothorax vu par la face dorsale (G = 400).

Fig. 3. — Coupe longitudinale d'une masse foliacée terminale (G = 20).

Fig. 4. — Coupe longitudinale d'un bourgeon (G = 75). Er. *Eriophyes*; *f*, feuilles ; *b*, bourgeons ; *m*, cellules mortes.

Fig. 5. — Coupe du limbe d'une grande feuille normale (G = 250).

Fig. 6. — Coupe du limbe d'une grande feuille de la base d'un rameau basiliqué (G = 250).

ÉTUDES

SUR LES

MYCORHIZES ENDOTROPHES

par **I. GALLAUD** (*Fin*).

(Planches I à IV).

CHAPITRE V

LA VIE EN COMMUN DANS LES MYCORHIZES ENDOTROPHES

Dans les chapitres précédents, j'ai soigneusement laissé de côté à dessein toute interprétation physiologique générale du rôle des champignons endophytes dans les plantes. Je me suis contenté d'exposer leurs propriétés biologiques ainsi que celles des racines infestées. D'autre part dans l'examen des différents organes du champignon et des parties de racines envahies, je me suis limité à l'étude morphologique et cytologique, me bornant à indiquer le rôle immédiat et pour ainsi dire local de chacun d'eux. Ces résultats sont maintenant assez nombreux et assez concluants pour me permettre de présenter une vue d'ensemble de la vie du champignon dans la plante et de définir la nature des échanges qui peuvent se faire de l'un à l'autre, en un mot, de préciser la modalité de cette association de deux végétaux différents qu'on désigne sous le nom de mycorhize endotrophe.

Les théories qui ont été formulées à ce sujet sont nombreuses. J'ai exposé brièvement les plus importantes au début de ce travail, je ne les reprendrai pas ici, mais je présenterai quelques remarques à leur sujet. La première en date, et celle qui a eu le plus grand retentissement, est due à Kamiensky (81) et à Frank (85). Elle conclut à une symbiose étroite avec avantages réciproques pour les deux plantes. Au point de vue des mycorhizes endotrophes qui nous occupent seules ici, elle a été établie plus spécialement par Frank, qui l'a déduite de l'étude des Orchidées. La même interprétation, complétée et précisée par une connaissance plus exacte et plus étendue des faits a été donné par W. Magnus (00), et elle résulte aussi de travaux exécutés sur les Orchidées, surtout sur le *Neottia Nidus-Avis*, une des plus anormales parmi elles. N. Bernard (01) fonde également son hypothèse (influence des endophytes dans la tubérisation des bourgeons) sur des recherches faites sur les Ophrydées et le *Neottia*. C'est seulement par des raisons d'analogie qu'il les étend à la Ficaire et à la Pomme de terre.

Les conclusions de ces auteurs me semblent parfaitement acceptables en ce qui concerne les Orchidées, mais je ne pense pas qu'on ait le droit de les étendre à toutes les autres mycorhizes. Elles ont été en effet établies sur des plantes très spéciales, formant un groupe très homogène et bien isolé dans le règne végétal. En outre la physiologie de ces plantes, surtout celle du *Neottia* dépourvu de chlorophylle, est un peu à part. Ce sont en un mot des exceptions, des cas extrêmes et on ne peut fonder sur eux une explication applicable à l'ensemble des autres mycorhizes, lesquelles, en fait, sont de beaucoup les plus nombreuses. Ajoutons enfin que la structure moins nette des endophytes d'Orchidées, surtout moins bien connue au point de vue anatomique, complique encore le problème. Aussi, je laisserai de côté le cas des Orchidées et je m'en tiendrai à l'ensemble des autres mycorhizes.

La morphologie uniforme des endophytes de ces racines d'une part, et d'autre part la vie physiologique non exceptionnelle des plantes habitées permet d'appliquer à l'ensemble de ces mycorhizes les résultats obtenus pour l'une d'elles. Enfin, le fait que dans une même espèce, certaines plantes sont infestées et d'autres dépourvues de champignons est particulièrement instructif et prend dans certains cas toute la valeur démonstrative d'une expérience comparative. Il permet en tous cas de faire le départ entre les caractères de la plante dus réellement à l'action de l'endophyte et ceux qui tiennent à sa nature même. On évite ainsi une cause d'erreur grave qui, dans les plantes toujours infestées, consiste à mettre au compte de l'endophyte une modification morphologique de la plante, toujours constante, mais qui peut tenir à d'autres causes que nous ignorons encore.

J'ajouterai enfin qu'on ne peut considérer ces cas d'infection à l'étude desquels je me limite ici comme des accidents, des exceptions sans importance et sans portée physiologique. Les recherches de Janse, de Schlicht, de Stahl et les miennes, montrent, sans qu'il soit nécessaire d'y insister davantage, combien la présence des endophytes simples est répandue dans le règne végétal. Un très petit nombre de familles échappent à leur action. De plus, si en un point déterminé l'endophyte est quelquefois peu abondant (et nous avons vu d'ailleurs qu'il n'en est pas toujours ainsi) le grand développement des racines des plantes infestées amène à penser que la masse totale du champignon habitant un même individu est toujours relativement considérable et au moins égale, sinon supérieure, à celle qu'on trouve chez les Orchidées, plantes généralement pauvres en racines. Il n'est donc pas douteux que l'action de ce champignon pourrait avoir un grand retentissement sur la physiologie de la plante dans laquelle il s'installe.

Je n'insisterai pas davantage sur ces considérations ; elles expliquent le choix que j'ai cru devoir faire en prenant plus spécialement pour sujet d'étude les mycorhizes les plus simples, trop souvent négligées. Elles justifient l'ampleur des développements anatomiques et biologiques que je leur ai consacrés au début de ce travail, et montrent tout au moins la généralité des conclusions auxquelles m'ont amené ces recherches. Je vais maintenant les exposer dans leur ensemble.

J'ai déjà indiqué à propos de l'étude détaillée des différents organes de l'endophyte quel était le rôle de chacun d'eux et leur mode de fonctionnement. En réunissant dans une même vue d'ensemble ces résultats partiels on peut se faire une idée assez précise de l'évolution et des principales phases de la vie interne de ces champignons, en même temps que se représenter leur influence dans la physiologie de la racine qui les abrite.

Le mycélium, vivant déjà dans la terre, et attiré sans doute par les sécrétions de la surface des racines, vient appliquer étroitement contre elles de nombreuses branches. Ces branches pénètrent à l'intérieur des racines, soit par les cellules de passage s'il en existe, soit directement sans suivre de chemin déterminé à l'avance. En tous cas, elles sont toujours intracellulaires dans les premières assises par suite de l'union intime des cellules qui constituent ces assises de défense pour la racine. La forme en anses spiralées, et les épatements et étranglements au point de perforation des membranes témoignent d'ailleurs de la difficulté que le champignon éprouve à franchir cette première barrière. Arrivé dans le parenchyme cortical proprement dit, généralement mou et à membranes minces, il s'y développe rapidement et y multiplie ses branches. Celles-ci, sous l'influence de conditions qui tiennent à la nature morphologique du champignon plutôt qu'à la structure des racines ou bien deviennent intercellulaires et s'allongent dans les méats, ou bien restent intracellulaires et y forment des pelotons plus ou moins serrés. En tous cas, les unes et les autres s'avancent vers le cylindre central de la racine et forment des suçoirs très développés et très nombreux localisés en général dans les plus internes des cellules que la résistance des membranes leur permet d'atteindre. L'abondance de nourriture qui en résulte pour le champignon amène la formation de réserves et leur accumulation dans les extrémités jeunes des hyphes qui se gonflent en vésicules. Ces matériaux, ou bien seront repris par le champignon pour assurer sa marche en avant, ou bien resteront définitivement en place et serviront sans doute à sa propagation ultérieure lors de la destruction des racines.

Les cellules de la racine, qui opposent déjà à l'envahissement la résistance passive de leur membrane, agissent aussi d'une façon active. La pénétration du champignon dans ces cellules, et plus particulièrement celle des suçoirs, provoque chez elles une activité très-grande qui se traduit par la multiplication des noyaux. Il en résulte la formation de diastases qui attaquent les suçoirs, les digèrent, et les transforment en sporangioles. Ces sporangioles formés surtout des restes des membranes du champignon non assimilables par la cellule, sont des organes morts, inertes, sans rôle ultérieur dans la cellule qui reprend alors sa vie normale.

Cette évolution n'est d'ailleurs pas simultanée pour toutes les parties du champignon qui témoignent ainsi d'une indépendance relative les unes par rapport aux autres. Grâce à leur pouvoir de bourgeonnement pour ainsi dire indéfini, les hyphes, restées dans les méats, ou les grosses hyphes intracellulaires, que leur membrane épaissie met à l'abri d'une digestion, poussent de nouvelles branches qui propagent l'infection de plus en plus et suppléent ainsi à la disparition des suçoirs digérés provenant de poussées mycéliennes antérieures. Il est à remarquer que le pouvoir digestif de la plante paraît ne pouvoir s'exercer qu'à l'intérieur des cellules et même souvent à l'intérieur de certaines cellules bien déterminées (Verdauungszellen). Cette particularité explique la pérennité de l'infection par le champignon qui n'est jamais atteint dans sa région de bourgeonnement et peut continuer à se propager indéfiniment jusqu'à la mort de la racine, si toutefois une résistance physique ne vient pas lui faire obstacle.

Cette interprétation de la vie et de l'évolution interne de l'endophyte résulte immédiatement de l'examen des faits d'anatomie, de physiologie et de biologie comparées relatifs au champignon et à son hôte qui ont été exposés dans les premiers chapitres. Elle entraîne sur la nature fonctionnelle du champignon et sur celle de la racine certaines constatations que je développerai dans les lignes suivantes en même temps que les opinions analogues ou contradictoires de mes prédécesseurs sur le même sujet.

A. — En premier lieu doit-on considérer l'endophyte comme un véritable symbiote, prenant à l'extérieur pour les apporter à la plante des éléments nutritifs dont elle aurait besoin et qu'elle ne pourrait se procurer seule? Cette manière de voir empruntée à la théorie de Frank sur les champignons ectotrophes a été quelquefois appliquée aux champignons endotrophes, en dehors des Orchidées (Schlicht, Groom, Janse, Stahl).

Schlicht (88), élève de Frank, pense pouvoir appliquer aux mycorhizes des plantes herbacées qu'il a étudiées les théories de son maître faites sur les mycorhizes des arbres. Il fonde surtout son opinion sur le fait que les endophytes ne ressemblent aux parasites connus ni par leurs formes ni par les réactions qu'ils produisent dans les mycorhizes. Au contraire, ces champignons sont disposés de façon à relier l'humus au cylindre central de la plante et à servir ainsi d'organe d'absorption au profit de la plante de la même façon que les manchons mycéliens externes de Frank. Groom (95), qui partage l'opinion de Schlicht, s'appuie aussi sur l'analogie de distribution entre les deux sortes de mycorhizes et croit reconnaître toute une série de formes de transition entre les endophytes du *Thismia* qu'il a étudiés et les champignons des Ericacées qui se rapprochent de ceux des arbres forestiers.

Nous avons vu par l'étude de la forme et de la répartition des arbuscules que ces derniers sont des organes d'absorption, agissant au profit du champignon seulement.

D'autre part, l'étude des modifications de la racine sous l'influence de son hôte nous a montré que cette absorption se traduisait surtout par la disparition de l'amidon en réserve. Il est donc incontestable que *les endophytes prennent à leur hôte des matériaux nutritifs, des hydrates de carbone notamment*, et de ce fait ils vivent au moins en partie à ses dépens. Mais ne reçoivent-ils rien de l'extérieur et n'absorbent-ils pas dans le sol des éléments nutritifs par l'intermédiaire des hyphes qui les relient à la portion libre ?

Un assez grand nombre d'auteurs l'admettent volontiers. Nous venons de voir les opinions de Schlicht et de Groom à ce sujet, mais elles ne sont en somme que des suppositions, qui manquent de preuves directes. Il en est de même de celles de Janse (97). Pour lui l'endophyte, qu'il considère, assez hypothétiquement d'ailleurs, comme un anaérobie facultatif, capable de fixer l'azote de l'air, chercherait dans les racines un abri contre l'oxygène et fabriquerait des substances protéiques qu'il céderait à la plante en échange des matières hydrocarbonées qu'elle lui fournit. Quant à la preuve expérimentale de cette hypothèse, les essais qu'il a tenté de faire sur des Caféiers non infestés, cultivés en comparaison avec d'autres munis d'endophytes, ne lui ont donné de son propre aveu aucune indication favorable. Nobbe et Hiltener (99) semblent avoir obtenu un résultat plus précis. Ils ont constaté que le *Podocarpus* fixe directement l'azote atmosphérique et ils attribuent cette propriété au champignon logé dans les tubercules. Mais il n'est pas démontré que les auteurs aient pu se mettre à l'abri des nombreuses bactéries qui ont aussi la propriété de fixer directement l'azote de l'air.

Stahl (00) pense que les matériaux, que l'endophyte puise à l'extérieur au profit de la plante, sont d'une toute autre nature. Pour lui, le champignon absorberait surtout des sels minéraux. J'ai exposé dans l'introduction du présent travail les principales raisons qui lui font adopter cette hypothèse. La corrélation entre la présence du champignon et les proportions de sucre, d'amidon et de sels minéraux, nitrates et autres, n'est pas toujours dans le sens qu'il indique, notamment pour les Hépatiques, comme l'ont montré les travaux de Golenkin (02) sur les Marchantiacées infestées.

Enfin, et surtout, les communications des champignons avec le dehors me paraissent insuffisantes dans bien des cas pour assurer à la plante l'absorption des éléments nutritifs, que, d'après Stahl, cette dernière ne peut absorber seule et qui nécessitent l'intervention du champignon. En premier lieu, ces communications sont toujours assez rares, surtout chez certaines plantes qui manquent d'autre part de poils absorbants, comme les *Paris*, les *Parnassia*. De plus les relations avec la portion libre du champignon répandu dans l'humus, tout au moins les relations physiologiques, cessent de bonne heure. Les portions de filaments qu'on trouve à la surface des racines sont en effet presque toujours vides, mortes, sans protoplasma ni noyaux, et par conséquent incapables d'établir aucune relation d'échanges entre l'extérieur et le mycélium interne. Il est donc permis de penser que *l'endophyte, dans sa portion intraradiculaire, mène une vie indépendante de l'extérieur et doit par conséquent emprunter toute sa nourriture à la plante.*

B. — Faut-il en conclure, à l'inverse de Schlicht, qu'il est bien un parasite, comme pourrait le faire prévoir la présence de suçoirs ? C'est à cette conclusion, et pour des raisons différentes de celle-là d'ailleurs, que s'arrêtent les auteurs récents qui ont étudié les mycorhizes des Hépatiques : Garjeanne (03) et Peklo (03).

Il n'est pas sans intérêt de remarquer aussi que Sarauw (04) qui a beaucoup étudié les racines des arbres, arrive à penser que les champignons qui forment les manchons de leurs mycorhizes ectotrophes sont des parasites dont la plante se débarrasse parfois et que le plus souvent elle supporte par suite de leur innocuité relative.

Si l'endophyte est un parasite, il est d'un parasitisme spécial qui ne saurait le faire ranger à côté des autres groupes de champignons bien déterminés comme tels, par exemple, les Urédinées et les Péronosporées. On sait en effet que ces derniers champignons sont définis comme *parasites vrais* par un ensemble de caractères bien nets : c'est d'abord l'impossibilité de les cultiver sur un autre milieu que les plantes vivantes sur lesquelles ils se développent d'ordinaire. De plus, bien que leur mode de nutrition ne soit pas encore très bien connu, il ne semble pas qu'ils se nourrissent aux dépens des matériaux de réserve *inertes* (amidon, sucres, etc.) que les cellules peuvent contenir, mais bien aux dépens de la substance vivante elle-même (protoplasmes, leucites chlorophylliens, etc.). La présence de la chlorophylle semble même indispensable à leur développement car on les trouve toujours sur les organes verts ; on n'en a jamais signalé, à ma connaissance, sur des plantes dépourvues de chlorophylle comme les *Neottia* ou les Orobanches. En outre ils agissent à distance pour détruire les cellules vivantes, sans doute par l'intermédiaire de substances qu'ils sécrètent. Enfin ils ne sont jamais vraiment intracellulaires, car même les suçoirs simples qu'ils poussent dans l'intérieur des cellules parasites sont toujours isolés du protoplasme de ces dernières par une gaine de cellulose [V. Mangin (95)].

Dans les endophytes on ne constate la présence d'aucun de ces caractères des parasites vrais : ils sont en effet toujours étroitement localisés dans les organes dépourvus de chlorophylle ; j'ai montré aussi que les suçoirs qu'ils présentent ne peuvent se comparer à aucun de ceux actuellement connus chez les parasites ; ils sont aussi toujours intracellulaires au moins dans la partie absorbante de leur mycélium qui se mélange intimement au protoplasma de la cellule.

En outre, comme je l'ai déjà montré dans le chapitre III, les endophytes agissent uniquement sur des substances organiques inertes, *non vivantes* (amidon, sucres, sève élaborée) qui ont déjà été mises en réserve, qui sont destinées à l'être ou qui ne sont pas encore incorporées au protoplasme cellulaire. Le noyau et le protoplasme des cellules infestées sont épargnés et restent à peu près inaltérés; en effet les modifications physiques que j'ai déjà signalées (déformations des noyaux, perforation du protoplasme par les hyphes); ou encore le trouble correspondant à la production de diastases dans la cellule sont secondaires et passagers et ne mettent pas en danger la vie de la cellule qui reprend sa vie normale quand elle a digéré le champignon envahissant.

Enfin, bien qu'on ne sache rien de précis sur la portion libre qui est répartie dans le sol, il est certain que cette portion, relativement considérable, y vit en saprophyte. Les raisons qui me font penser que le champignon interne ne reçoit rien du dehors montrent aussi qu'il ne peut y envoyer aucun élément nutritif.

Toutes ces considérations montrent que le champignon dans son ensemble n'est pas un parasite, mais plutôt un saprophyte.

C'est d'ailleurs un saprophytisme particulier que celui des endophytes, qui, à l'intérieur même du protoplasme vivant, se nourrissent de matériaux organisés mais inertes. Aussi il me paraît mériter le nom de *saprophytisme interne* sous lequel je le désignerai.

Il nous reste maintenant à examiner quelle est l'influence physiologique du champignon sur la plante elle-même, et à déterminer les changements que la présence de cet être étranger apporte dans sa vie. J'ai déjà insisté à plusieurs reprises sur le peu d'importance des réactions macroscopiques de la plante à l'infection et fait voir qu'à l'intérieur ces dernières se réduisent à une disparition des réserves dans le parenchyme cortical et à une activité anormale et passagère des cellules envahies. La comparaison des plantes infestées d'une même espèce avec celles qui ne le sont pas et qui souvent se rencontrent en des points très voisins (*Arum maculatum*, Ficaire, etc....) montre qu'il n'existe dans le port et le développement des individus comparés aucune différence attribuable à l'endophyte.

Cette absence de réaction visible de la part de la plante avait déjà frappé Schlicht, qui en concluait que le champignon n'empruntait rien à la plante. Ce que nous savons de sa vie et de son mode d'action permet de nous rendre compte de ce qui se passe exactement. L'endophyte, par suite de la propriété spéciale qui lui fait éviter les cellules à chlorophylle et par suite de son impuissance à franchir les membranes lignifiées, reste localisé dans le parenchyme cortical des racines. Or c'est là un tissu dont le rôle n'est pas capital dans la plante. Il est loin d'avoir, pour le bon fonctionnement de l'ensemble, un rôle comparable à celui du tissu chlorophyllien auquel s'attaquent les champignons parasites réellement dangereux. La disparition, d'ailleurs momentanée, d'une partie des réserves de la plante ne saurait nuire au développement normal de cette dernière.

Mais la cause principale de l'innocuité de l'endophyte réside surtout dans le pouvoir digestif des cellules envahies. Nous avons vu, que très rapidement les suçoirs du parasite sont détruits et leur fonctionnement arrêté. L'action du champignon, malgré le développement parfois très grand de ce dernier, est donc toujours locale et temporaire. Par suite de ce mode de défense, qui ne me paraît pas sans analogie avec la *phagocytose sur place*, fréquente chez les organismes inférieurs, la plante souffre fort peu de la présence du saprophyte qu'elle contient.

Elle retrouve par la digestion du champignon la plus grande partie des substances qui lui avaient été empruntées et les plus importantes pour elles, les substances albuminoïdes. Elle ne perd en somme, que la faible partie des substances qui constituent les sporangioles.

Il faut donc conclure des considérations qui précédent, que tout au moins pour les mycorhizes d'ordre inférieur que j'ai rangées dans les séries de l'*Arum*, du *Paris* et des Hépatiques, *il ne saurait y avoir de symbiose harmonique entre la plante et le champignon. Ce dernier est simplement un saprophyte d'ordre spécial, saprophyte interne dans les racines, où le pouvoir digestif des cellules, sans entraver son développement, empêche qu'il ne leur cause des dommages importants.*

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Ce travail comporte un certain nombre de résultats généraux que j'ai tâché de faire ressortir dans les différents chapitres qui précèdent. Je les résumerai brièvement ici en indiquant les conclusions qu'on en peut tirer.

I. — J'ai fait connaître les particularités anatomiques et biologiques les plus saillantes d'un grand nombre d'endophytes habitant nos pays, endophytes qui, pour la plupart, n'avaient jamais été décrits ou étaient peu connus.

II. — L'étude morphologique des ces endophytes m'a permis de les grouper en séries où ils sont rapprochés d'après l'ensemble de leurs caractères. J'ai pu ainsi les ranger dans quatre séries principales :

1° La série de l'*Arum maculatum* où le mycélium, après avoir traversé les cellules des couches protectrices de la racine, devient *intercellulaire* pour se terminer dans les cellules du parenchyme cortical par des *suçoirs simples*, dont la formation *arrête la croissance* et l'extension des filaments.

2° La série du *Paris quadrifolia* où le mycélium *toujours intra-*

cellulaire porte, *dans des assises bien déterminées*, des *suçoirs complexes* placés latéralement sur des filaments *à croissance indéfinie.*

3° La série des *Hépatiques*, où le mycélium habite des organismes généralement étalés à la surface du sol et dépourvus de racines. Il pénètre par des poils, reste *toujours intracellulaire*, porte des *suçoirs transformés en sporangioles* et a une *croissance indéfinie.*

4° La série des *Orchidées*, où le mycélium *toujours intracellulaire*, à *croissance indéfinie*, affecte la forme de *pelotons serrés* qui tantôt restent inaltérés (*Pilzvirthzellen*), tantôt subissent une digestion plus ou moins complète (*Verdauungszellen*).

III. — En dehors de ces caractères distinctifs des séries j'ai pu mettre en évidence, dans tous les endophytes quels qu'ils soient, l'existence de caractères plus généraux tels que l'*uniformité de la constitution des membranes* et de la *structure cytologique du mycélium*, ou encore la *présence constante d'organes spéciaux aux mycorhizes* et présents dans toutes.

Les plus importants de ces organes sont : 1° les *vésicules* dont j'ai précisé le rôle comme *organe de réserve souvent temporaire*; 2° les *arbuscules*, dont j'ai moutré la présence constante et le rôle capital comme *organe absorbant ou suçoir*. Leur destruction sur place par les cellules-hôtes qui les digèrent amène la formation souvent très-précoce des *sporangioles* de la plupart des mycorhizes et des *corps de dégénérescence* des Orchidées qui ne sont que des sporangioles complexes.

IV. — J'ai complété l'étude du champignon lui-même par celle des cellules infestées et j'ai pu préciser ainsi dans quelle mesure la plante influe sur le champignon et le champignon sur la plante.

V. — J'ai poursuivi la recherche de la *détermination taxonomique des endophytes* par deux méthodes : 1° par l'extraction directe des champignons à partir des racines infestées ; 2° par l'inoculation, dans des plantes obtenues de germinations aseptiques, de champignons qu'on pouvait soupçonner être les endophytes.

La première méthode m'a montré que l'endophyte ne peut sortir des racines ou même des cellules adultes qu'il a envahies, par suite sans doute d'une altération due à la digestion qu'il a déjà subie. Les nombreux essais d'extraction que j'ai tentés m'ont permis de déterminer, à défaut de l'endophyte, quelles sont les principales formes mycéliennes qui vivent dans le sol, autour des racines ou à leur surface.

La seconde méthode employée ne m'a pas permis non plus de rencontrer le véritable endophyte. Toutefois j'ai pu ainsi mieux préciser les caractères des simples saprophytes en même temps que m'assurer par des expériences d'inoculation du peu de fondement des identifications d'endophytes que, jusqu'à ces tout derniers temps, les auteurs ont cru pouvoir faire.

VI. — En tenant compte de tous les résultats précédents on peut concevoir une explication du rôle des endophytes. Ce sont des *saprophytes internes*, qui, par leurs suçoirs très différentiés empruntent des éléments nutritifs *non vivants* aux cellules du parenchyme cortical des racines dans lesquelles ils vivent. Ces cellules réagissent d'ailleurs très rapidement sur le champignon, tuent les suçoirs intracellulaires, les digèrent et les absorbent en partie, puis reprennent leur vie normale un moment troublée. On ne peut donc dire qu'il y a symbiose harmonique entre les deux plantes, mais bien plutôt *lutte entre le champignon envahissant, mais peu nocif, et les cellules* qui se défendent grâce à leur *puissance digestive.*

Il n'est pas douteux que le champignon tire profit de la plante et qu'il puise chez elle les éléments nécessaires à sa marche en avant. En revanche par la digestion des arbuscules la plante ne fait que rentrer dans une faible partie des éléments qui lui ont été enlevés par le champignon.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1902. **Beauverie.** — *Etude d'une Hépatique à thalle habitée par un champignon filamenteux.* C. R. Acad. Sc. Paris.

1902. **Bernard** (N.). — *Etudes sur la tubérisation.* Rev. gén. de Bot. XIV.

1903. **Bernard** (N.). — *La germination des Orchidées.* C. R. Acad. Sc. Paris.

1904. **Bernard** (N.). — *Le champignon endophyte des Orchidées.* C. R. Acad. Sc. Paris.

1899. **Bernatsky.** — *Adatok az endotroph mykorhizak is meretehez.* Termeszetrajzi Füzetek. Résumé dans Beih. z. bot. Centralb. IX. 1900.

1876. **Boudier.** — *Du parasitisme probable de quelques espèces du genre Elaphomyces.* Bull. Soc. bot. de France. XXIII.

1885. **Bruchmann.** — *Das Prothallium von Lycopodium.* Bot. Centralbl. XXI.

1898. **Bruchmann.** — *Ueber die Prothallien und die Keimpflanzen meherer europäischer Lycopodien.* Gotha.

1886. **Brunchorst.** — *Ueber die Wurzelanschwellungen von Alnus und den Elæagnaceen.* Untersuch. an d. bot. Inst. Tubingen. II.

1898. **Chodat** et **Lendner.** — *Sur les mycorhizes du Listera cordata.* Revue mycologique. XX.

1903. **Costantin** et **Gallaud.** — *Sur la Mancha, maladie du Cacaoyer.* Revue des cult. coloniales.

1897. **Dangeard** et **Armand.** — *Observations de biologie cellulaire.* Le Botaniste. V.

1873. **Drude.** — *Die Biologie von Monotropa Hypopitys und Neottia Nidus-avis.* Göttingen.

1889. **Engler** et **Prantl.** — *Die naturlichen Pflanzenfamilien.*

1855. **Fabre** (J.-H.). — *Recherches sur les tubercules de l'Himantoglossum hircinum.* Ann. Sc. nat. Bot. 4e série. III.

1856. Fabre (J.-H.). — *De la germination des Ophrydées et de la nature de leurs tubercules.* Ann. Sc. nat. Bot. 4ᵉ série. V.

1885. Frank (B.). — *Ueber die auf Wurzelsymbiosen beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze.* Ber. d. deut. bot. Ges. III.

1885. Id. — *Neue Mittheilungen über die Myhorriza der Bäume und der Monotropa Hypopitys.* Ber. d. deut. bot. Ges. III.

1887. Id. — *Ueber neue Mykorriza-Formen.* Ber. d. deut. bot. Ges. V.

1888. Id. — *Ueber die physiologische Bedeutung der Mykorrhiza.* Ber. d. deut. bot. Ges. VI.

1888. Id. — *Ueber den Einfluss, welchen das Sterilisiren des Erdbodens auf die Pflanzenentwickelung ausübt.* Ber. d. deut. bot. Ges. VI.

1891. Id. — *Ueber die auf Verdauung von Pilzen abzielende Symbiose der mit endotrophen Mykorrhizen begabten Pflanzen, sovie der Leguminosen und Erlen.* Ber. d. deut. bot. Ges. IX.

1892. Id. — *Lehrbuch der Botanik.*

1894. Id. — *Die Bedeutung der Mycorrhiza Pilze fur die gemeine Kiefer.* Forstwiss. Centralbl.

1904. Gallaud. — *Sur la nature des champignons des mycorhizes endotrophes.* C. R. Soc. biolog., LVI.

1904. Id. — *De la place systématique des endophytes d'Orchidées.* C. R. Acad. Sc. Paris.

1903. Garjeanne. — *Ueber Myhorrhiza der Lebermoose.* Beih. z. bot. Centralbl. XV.

1887. Gœbel. — *Ueber Prothallien und Keimpflanzen von Lycopodium inundatum.* Bot. Zeitung.

1891. Id. — *Ueber javanische Lebermoose.* An. jard. Buitenzorg., IX.

1902. Golenkine. — *Die Mycorrhiza-aehnlichen Bildungen der Marchantiaceen.* Flora, XC.

1895. Grevillius. — *Ueber Mykorrhizen bei der Gattung Botrychium.* Flora, LXXV.

1894. Groom. — *Contributions of the knowledge of Monocotydonous saprophytes.* Journ. Linn. Soc. London.

1895. Id. — *On Thismia Aseroe and its mycorhiza.* Ann. of Botany, IX.

1898. Guéguen. — *Recherches sur les organismes mycéliens des solutions pharmaceutiques.* Bull. Soc. myc. de France. XIV.

1904. Guillermond. — *Contribution à l'étude de la formation des asques et de l'épiplasme des Ascomycètes.* Rev. gén. Bot. XVI.

1840. Hartig (Th.). — *Vollständige Naturgeschichte der fortslichen Culturpflanzen Deutschlands.* Berlin, 1840-1851.

1892. Höveler. — *Ueber die Verwerthung des Humus bei der Ernährung der chlorophyllführenden Pflanzen.* Jahrb. f. wiss. Bot. XXIV.

1853. Irmisch — *Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen.* Leipzig.

1897. Janse. — *Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises.* Ann. jard. bot. Buitenzorg. XIV.

1884. Juel. — *Beiträge zur Kenntniss der Hautgewebe der Wurzeln.* Stockholm.

1885. Johow. — *Die chlorophyllfreien Humusbewohner West-Indiens, biologisch-morphologisch dargestellt.* Jahrb. f. wiss. Bot. XVI.

1889. Johow. — *Die chlorophyllfreien Humuspflanzen,* Jahrb. f. wiss. Bot. XX.

1881. Kamiensky. — *Les organes végétatifs du Monotropa Hypopitys.* Mém. de la Soc. des Sc. nat. et math. de Cherbourg.

1879. Kny et Böttger. — *Ueber eigenthümliche Duschwachsung an den Wurzelhaaren zweier Marchantiaceen.* Verh. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg.

1889. Kuhn. — *Untersuchungen über die Anatomie der Marattiaceen und anderer Gefäss-Kryptogamen.* Flora.

1899. Lang. — *The prothallus of Lycopodium clavatum.* Ann. of Botany. XIII.

1865. Leitgeb. — *Die Luftwurzeln der Orchideen.* Denkschr. d. Akad. Wiss. in Wien.

1881. Leitgeb. — *Untersuchungen über die Lebermoose.*

1898. Mac Dougal. — *The mycorhiza of Aplectrum.* Bull. Torrens bot. Club.

1898. Id. — *Saprophytism.* Plant World.

1899. Id. — *Symbiotic Saprophytism.* Ann. of Botany. XIII.

1897. Magnus (P.). — *Ueber das Mycelium des Æcidium Magellanicum.* Ber. d. deut. bot. Gesell.

1900. **Magnus** (W). — *Studien an der endotrophen Mykorrhiza von Neottia Nidus-Avis*. Jahrb. f. wiss. Botanik. XXXV.

1888. **Mangin**. — *Sur les réactifs iodés de la cellulose*. Bull. Soc. bot. France.

1891. **Id**. — *Sur la désarticulation des Conidies chez les Péronosporées*. Bull. Soc. bot. France.

1892. **Id**. — *Etude historique et critique sur la présence des composés pectiques dans les plantes*. Journ. de Bot.

1895. **Id**. — *Recherches anatomiques sur les Péronosporées*. Bull. Soc. d'hist. nat. d'Autun.

1896. **Id**. — *Sur une méthode d'analyse des tissus envahis par les champignons parasites*. C. R. Soc. biologie.

1899. **Id**. — *Observations sur la membrane des Mucorinées*. Journ. de Botan.

1902. **Marcuse**. — *Anatomisch-biologischer Beitrag zur Mykorrhizenfrage*. Inaug. diss. Iena.

1902. **Matruchot** et **Molliard**. — *Recherches sur la fermentation propre*. Rev. gén. Bot.

1869. **Milde**. — *Botrychiorum Monographia*. Verhandl. d. k. zool. bot. Ges. in Wien.

1884. **Mollberg**. — *Untersuchungen úber die Pilze in den Wurzeln der Orchideen*. Ien. Zeitsch. XVII.

1902. **Möller** (A.). — *Untersuchungen úber ein-undzweijährige kiefern in märkischen Sandboden*. Zeitsch. f. Forstu. Jagdwesen. XXXIV.

1886. **Muller**. — *Bemerkungen úber die Mykorrhiza der Buche*. Résumé dans Bot. Centralbl. 1886.

1889. **Id**. — *Recherches sur les formes naturelles de l'humus*. Ann. Soc. agron. franç. et étrangère.

1899. **Nemec**. — *Die Mykorrhiza einiger Lebermoose*. Ber. d. dent. bot. Ges. XVII.

1904. **Id**. — *Ueber die Mykorrhiza bei Calypogeia trichomanis*. Beih. z. Bot. Centralbl. XVI.

1903. **Neger**. — *Ein Beitrag zur Mykorrhiza-Frage. Der Kampf um die Nährsalze*. Naturwis. Zeitsch. f. Land-und Forstwirtsch.

1889. **Noack**. — *Ueber Mykorrhiza-bilbende Pilze*. Bot. Zeitung. IV.

1899. Nobbe et Hiltener. — *Die endotrophe Mykorrhiza von Podocarpus und ihre physiologische Bedeutung.* Landw. Versuchst. LI.

1861. Oudemans. — *Ueber den Sitz der Oberhaut bei den Luftwurzeln der Orchideen.* Verh. der kön. Akad. van Wetensh. te Amsterdam. IX.

1902. Oudemans et Koning. — *Prodrome d'une flore mycologique isolée de la terre humeuse.* Arch. Neerl. des Sc. exactes et nat. Série 2. VII.

1903. Peklo. — *Kotázce mykorrhizy u muscinei.* Rozprany Abhandl. d. böhm. Akademie. XII. Résumé dans Bot. Centralbl. 1904.

1901. Penzig. — *Beitrage zur Kenntniss der Gattung Epirrhizantes.* Ann. Jard. bot. Buitenzorg. XVII.

1903. Petri (L.) — *Ricerche sul significato morfologico e fisiologico dei prosporoidi (sporangioli di Janse) nelle micorize endotrofiche.* Nuovo Giorn. bot. Ital. X.

1877. Pfeffer. — Landwirthsch. Jahrb.

1856. Prillieux. — *De la structure anatomique et du mode de végétation de Neottia Nidus-avis.* An. Sc. Nat. Botanique. IV.

1885. Reess. — *Ueber Elaphomyces und sonstige Wurzelpilse.* Ber. d. deut. bot. Ges. III.

1873. Reincke. — *Zur Kenntniss des Rhizomes von Corallorhiza und Epipogoon.* Flora.

1846. Reissek. — *Die Endophyten der Pflanzenzelle.* Wien.

1897. Rimbach. — *Ueber die Lebensweise des Arum maculatum.* Ber. d. deut. bot. Ges.

1897. Rimbach. — *Lebensverhältnisse des Allium ursinum.* Ber. d. deut. bot. Ges.

1897. Rimbach. — *Biologische Beobachtungen an Colchicum auctumnale.* Ber. d. deut. bot. Ges.

1872. Russow. — *Vergleichende Untersuchungen der Leitbundel-Kryptogamen.* Mém. Acad. Imp. des Sc. de St-Pétersbourg. XIV.

1896. Sappin-Trouffy. — *Recherches histologiques sur la famille des Urédinées.* Thèse de doctorat.

1893. Sarauw. — *Rodsymbiose og mykorrhiser særlig hos Skovtræerne.* Botanisk Tidsskrift. XVIII.

1903. Sarauw. — *Sur les mycorhizes des arbres forestiers et sur le sens de la symbiose des racines.* Rev. mycolog.

1854. Schacht. — Monatsberichte der berliner. Akad. der Wiss.

1849. Schleiden. — *Grundzuge der wissenschaftlichen Botanik.*

1889. Schlicht. — *Beitrag zur Kenntniss der Verbreitung und der Bedeutung der Mykorrhizen.* Inaug. Dis.

1902. Shibata. — *Cytologische Studien uber die endotrophen Mykorrhiza.* Jahrb. f. wis. Bot. XXXVII.

1884. Solms-Laubach. — *Der Aufbau des Stocks von Psilotum triquetrum.* Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. IV.

1900. Stahl. — *Der Sinn der Mykorrhizenbildung.* Jahrb. f. wis. Bot. XXXIV.

1893. Thomas. — *The genus Corallorhiza.* Bot. Gazette.

1884. Treub. — *Études sur les Lycopodiacées.* Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. IV.

1886. Id. — *Études sur les Lycopodiacées.* Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. V.

1888. Id. — *Études sur les Lycopodiacées.* Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. VII.

1890. Id. — *Études sur les Lycopadiacées.* Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. VIII.

1896. Tubeuf (von). — *Die Haarbildungen der Coniferen.* Souderabd. a. d. forst. natuw. Zeitschr.

1903. Id. — *Mykorrhizenbildung der Kiefer auf Hochmoor.* Naturw. Zeitschr. f. Land-und Forstwirthsch.

1870. Van Tieghem. — *Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires.* Ann. Sc. Nat. Bot. Série 5. XIII.

1891. Waage. — *Ueber haubenlose Wurzeln der Hippocastanaceen und Sapindaceen.* Ber. d. deut. bot. Ges.

1886. Wahrlich. — *Beiträge zur Kenntniss der Orchideenwurzelpilse.* Bot. Zeitung. XLIV.

1891. Zopf. — *Ueber die Wurzelbräune der Lupinen.* Zeitsch. f. Pflanzenkrankheiten. I.

EXPLICATION DES PLANCHES

Lettres communes à toutes les figures : *ap* = assise pilifère ; *as* = assise subéreuse ; *pa* = poil absorbant ; *c* = cellule de passage ; *end* = endoderme ; *sp* = sporangiole ; *ac* = arbuscule composé.

PLANCHE I

Fig. 1-6. — *Arum maculatum*

1. — Coupe longitudinale. Point de pénétration à la base d'un poil ; filaments intracellulaires, puis intercellulaires, portant une vésicule et des arbuscules.

2. — Coupe transversale. Filaments intra et intercellulaires, arbuscules dans les cellules.

3. — Coupe longitudinale. Filaments parallèles dans deux méats voisins, *m* ; ils envoient entre les parois *s* des cellules limitant le méat des expansions lamellaires *el*. Le filament de gauche présente de nombreuses digitations qui sont des expansions lamellaires au début de leur formation.

4. — Coupe longitudinale. Les lettres ont la même signification que dans la fig. 3.

5. — Coupe transversale. Les lettres ont la même signification que dans les fig. 3 et 4.

6. — Deux filaments d'âge différent dans le même méat ; *n*, noyaux non altérés ; *n'*, noyaux altérés.

Fig. 7-10. — *Ruscus aculeatus*

7. — Coupe longitudinale. Point de pénétration à la base d'un poil. Le filament mycélien s'enroule en spirale dans la cellule de passage et les cellules suivantes.

8. — Coupe longitudinale dans le parenchyme cortical. Filaments intercellulaires donnant des sporangioles.

9. — Coupe longitudinale. Filament allongé dans l'assise pilifère jusqu'à la rencontre des cellules de passage.

10. — Un sporangiole floconneux très grossi porté par des filaments vides.

Fig. 11. — *Allium sphærocephalum*

11. — Deux cellules de l'assise pilifère vues de face. Filament mycélien cloisonné et prenant la forme d'un pseudo-parenchyme.

Fig. 12. — *Parnassia palustris.*

12. — Coupe longitudinale tangentielle. Nombreuses vésicules accumulées dans le parenchyme cortical.

Fig. 13. — *Angiopteris Durvilleana.*

13. — Coupe longitudinale. Filaments intercellulaires portant des vésicules intercellulaires ou des arbuscules et des vésicules intracellulaires.

Fig. 14. — *Ranunculus Flammula.*

14. — Vésicule vidée et à parois affaissées.

PLANCHE II

Fig. 15. — *Ranunculus Chærophyllos.*

15. — Filaments et vésicule intercellulaires dans les premières assises du parenchyme cortical, intracellulaires dans les deux assises précédant l'endoderme ; *ac* arbuscules.

Fig. 16-18. — *Paris quadrifolia.*

16. — Coupe longitudinale.
17. — Coupe transversale.
18. — Noyau cellulaire traversé par un filament mycélien.

Fig. 19. — *Arum maculatum.*

19. — Noyau cellulaire traversé par un filamen mycélien.

Fig. 20-23. — *Colchicum automnale*

20. — Coupe longitudinale : *n*, noyau de cellule ; *r*, filament avec prolongements latéraux en doigt de gant ; *v*, vésicules jeunes à différents stades.

21. — Coupe transversale avec point de pénétration. Les lettres ont la même signification que dans la fig. 20.

22. — Cellule fortement grossie renfermant une vésicule au début de sa formation.

23. — Deux cellules renfermant un filament, avec prolongements en doigt de gant, *r*, et une vésicule âgée à parois affaissées.

Fig. 24. — *Parnassia palustris*

24. — Coupe transversale ; *v*, vésicule très grosse occupant presque toute l'épaisseur du parenchyme cortical.

Fig. 25. — *Sequoia gigantea*

25. — Coupe transversale. Filaments intracellulaires donnant des arbuscules composés.

Fig. 26. — *Tamus communis*

26. Coupe longitudinale. Filaments intracellulaires en pelotons ; *ar*, arbuscules simples ; *d*, corps de dégénérescence.

PLANCHE III.

Fig. 27-29. — *Allium sphærocephalum*

27. — Coupe longitudinale.
28. — Coupe longitudinale. Cellule de passage et point de pénétration.
29. — Vésicule jeune.

Fig. 30-31. — *Anemone nemorosa*

30. —Vésicule renfermant des vacuoles.
31. — Coupe longitudinale.

Fig. 32. — *Paris quadrifolia.*

32. — Vésicules et filaments pourvus d'une gaine.

Fig. 33. — *Ficaria ranunculoïdes.*

33. — Coupe transversale ; *l*, lacune.

Fig. 34-35. — *Ophioglossum vulgatum.*

34. — Coupe longitudinale. Filaments intracellulaires portant des sporangioles floconneux.
35. — Coupe transversale. Idem.

Fig. 36. — *Pellia epiphylla.*

36. — Coupe transversale du thalle ; *ep. s*, épiderme supérieur ; *ep. i*, épiderme inférieur ; *r*, rhizoïde.

Fig. 37.

37. — Voile d'Orchidée infesté artificiellement ; *v*, voile ; *p*, parenchyme cortical ; *c*, cellule de passage.

Fig. 38. — *Arum maculatum.*

38. — Deux noyaux ayant une tache chromatique latérale.

PLANCHE IV.

Fig. 39-41. — *Arum maculatum.*

39. — Filament mycélien ayant des noyaux normaux, *n*, dans la partie jeune et des noyaux altérés, *n'*, dans la partie plus âgée.

40. — *a*, noyau de cellule normale ; *b*, noyau déformé dans une cellule infestée.

41. — Arbuscule jeune, simple.

Fig. 42. — *Sequoia gigantea.*

42 — Arbuscule jeune, composé.

Fig. 43. — *Ophioglossum vulgatum.*

43. — Sporangioles floconneux.

Fig. 44. — *Ornithogalum umbellatum.*

44. — Arbuscule se transformant en une grappe de sporangioles.

Fig. 45-47. — *Allium sphærocephalum*

45. — Arbuscule et sporangioles dépendant d'un même filament et contenus dans la même cellule.

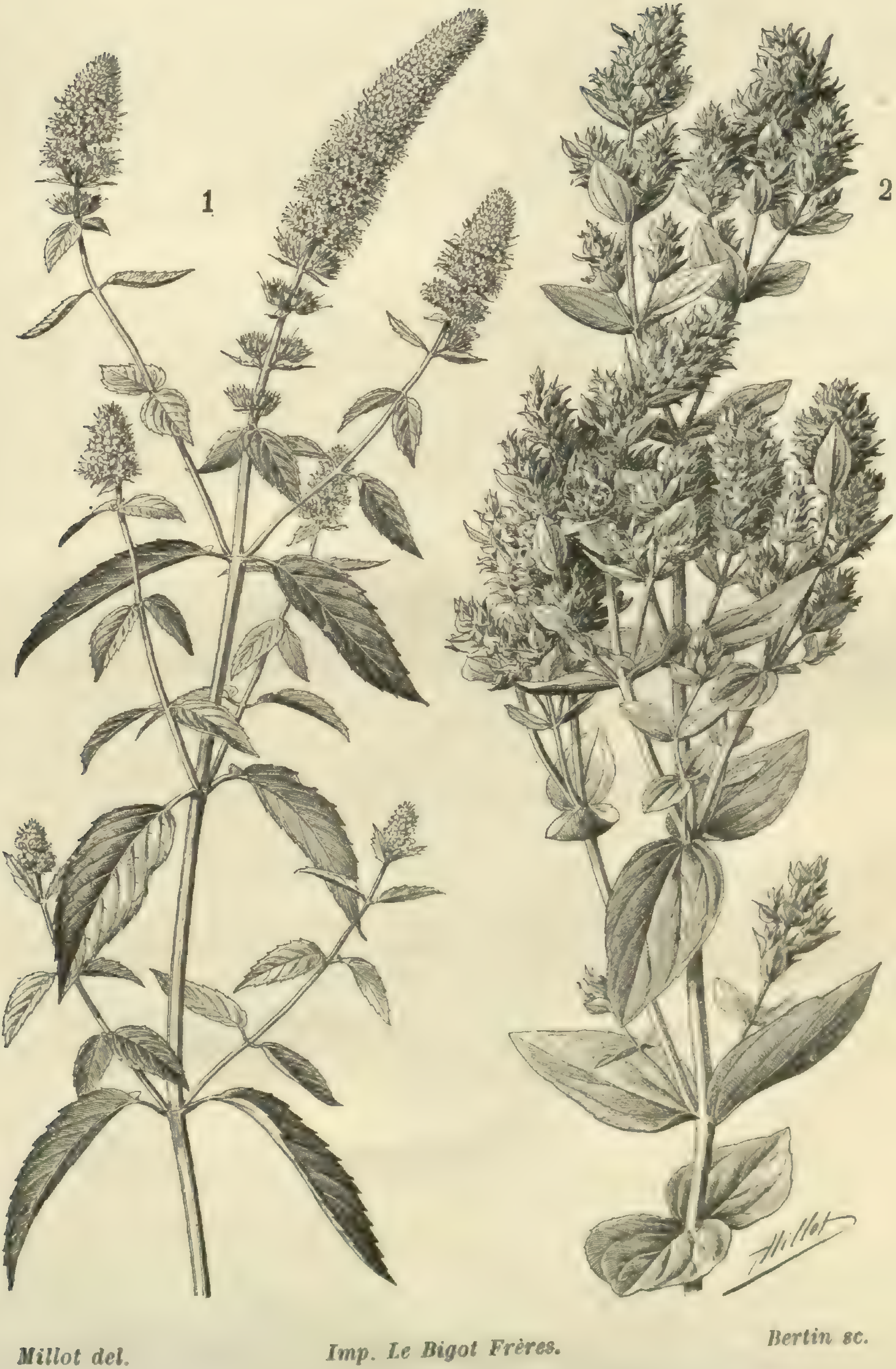
46. — Arbuscule dont une partie est transformée en sporangioles.

47. — Deux arbuscules dans deux cellules contiguës; celui de droite commence à s'altérer.

Fig. 48. — *Allium ursinum.*

48. — Très jeune filament avec noyaux inaltérés.

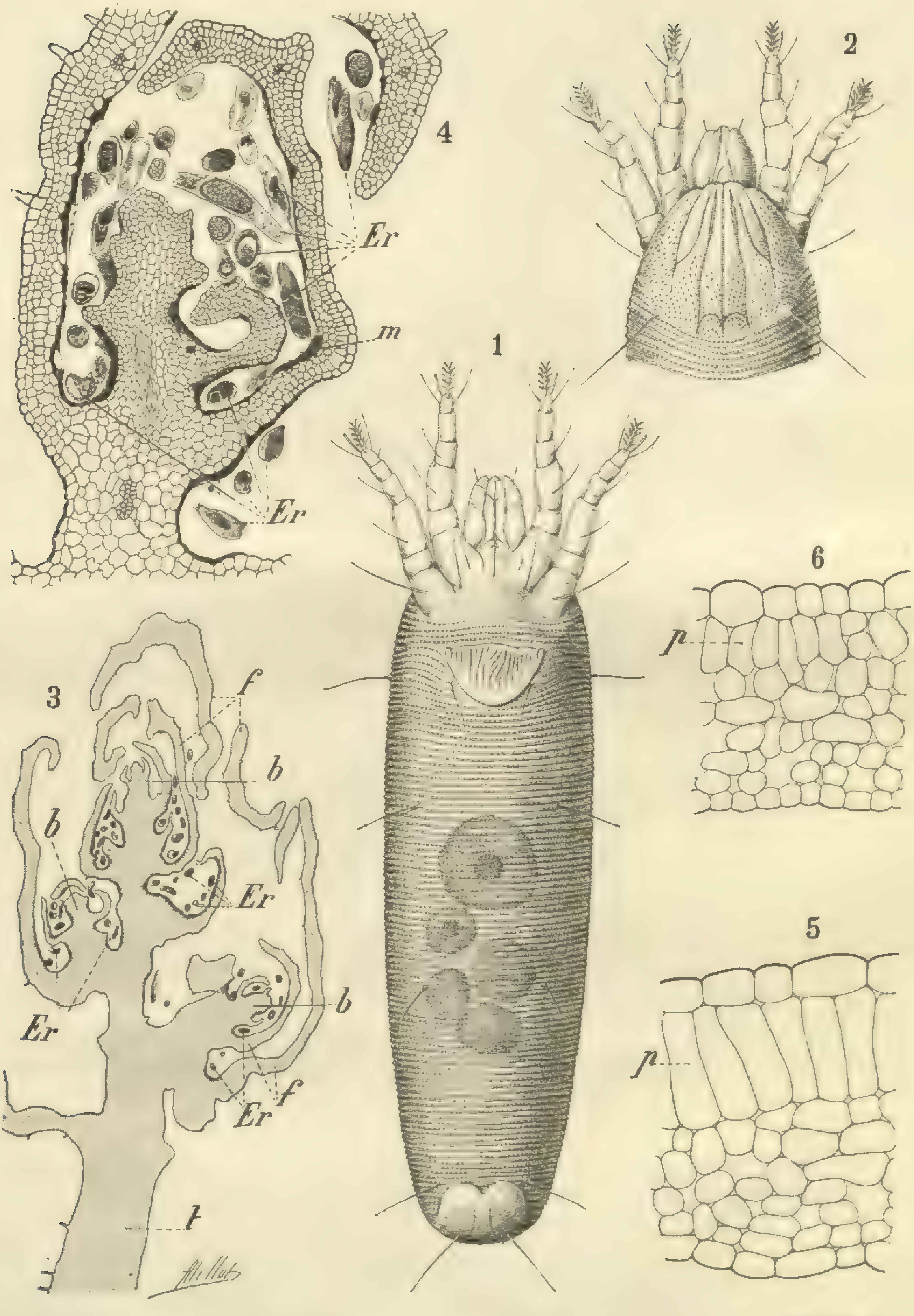
430 — Lille, imp. Le Bigot Frères. Le Gérant, Th. Clerquin.



Millot del. *Imp. Le Bigot Frères.* *Bertin sc.*

Menthe poivrée.

1, Rameau normal; 2, rameau basiliqué.


4
Er
m
Er
2
1
6
p
3
f
b
b
Er
Er
b
f
Er
t
5
p
Millot

Millot del. Imp. Le Bigot Frères. Bertin sc.

Eriophyes Menthæ et Menthe poivrée.

1 et 2, Eriophyes Menthæ ; 3 et 4, bourgeon terminal ; 5, feuille normale ; 6, feuille d'un rameau basiliqué.

MODE DE PUBLICATION & CONDITIONS D'ABONNEMENT

La **Revue générale de Botanique** paraît le 15 de chaque mois et chaque livraison est composée de 32 à 48 pages avec planches et figures dans le texte.

Le prix annuel (payable d'avance) est de :

20 fr. pour Paris, les Départements et l'Algérie.

22 fr. 50 pour l'Étranger.

Aucune livraison n'est vendue séparément.

Adresser les demandes d'abonnements, mandats, etc., à M. l'Administrateur de la LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT, 1, rue Dante, à Paris.

Adresser tout ce qui concerne la rédaction à M. Gaston BONNIER, professeur à la Sorbonne, 15, rue de l'Estrapade, Paris.

Il sera rendu compte dans les revues spéciales *des ouvrages, mémoires ou notes dont un exemplaire aura été adressé au Directeur de la Revue générale de Botanique. De plus l'ouvrage envoyé sera annoncé immédiatement sur la couverture.*

Les auteurs des travaux insérés dans la *Revue générale de Botanique* ont droit gratuitement à vingt-cinq exemplaires en tirage à part.

Librairie C. REINWALD SCHLEICHER Frères, Éditeurs
PARIS — 15, rue des Saints-Pères, 15 — PARIS

EN VENTE :

Dr W. PFEFFER
Professeur à l'Université de Leipzig.

PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE

ÉTUDE
DES
Échanges de Substance et d'Énergie dans la Plante

Traduit de l'allemand d'après la seconde édition
par **JEAN FRIEDEL**, Docteur ès-Sciences.

EN VENTE : TOME I
ÉCHANGES DE SUBSTANCE

Le tome I est complet en deux fascicules :

1er fascicule. — Un volume gr. in-8° avec 40 figures dans le texte : **8** fr.
2e fascicule. — Un volume gr. in 8° avec 30 figures dans le texte : **8** fr.

L'ouvrage sera complet en 2 volumes, divisés en 5 fascicules, au prix de **8** francs chaque fascicule.— Pour les souscripteurs à l'ouvrage entier, payable d'avance, le prix sera de **35** fr. – Une fois l'ouvrage achevé, son prix sera porté à **45** francs.

A. MASCLEF
Lauréat de l'Académie des Sciences
Conservateur des Collections botaniques de la Sorbonne

LES PLANTES D'EUROPE

Avec 72 Planches en couleurs hors texte comprenant plus de 1300 figures

Préface de M. GASTON BONNIER, Membre de l'Institut

Un volume in-8° oblong, cartonné, plaque spéciale. . . . 9 fr.

IMP. LE BIGOT FRÈRES

REVUE GÉNÉRALE

DE

BOTANIQUE

DIRIGÉE PAR

M. Gaston BONNIER

MEMBRE DE L'INSTITUT,

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA SORBONNE

TOME DIX-SEPTIÈME

Livraison du 15 Décembre 1905

N° 204

Entered at the New-York Post Office
as Second Class matter.

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
1, RUE DANTE, 1
1905

AVIS. — Ce numéro renferme la couverture du volume de 1905

Pour ne pas éprouver de retard dans l'envoi de la *Revue*, on est prié de vouloir bien renouveler son abonnement pour 1906 en envoyant la somme de 20 francs (22 fr. 50 pour l'étranger) à M. l'Administrateur de la *Librairie générale de l'Enseignement*, 1, rue Dante, Paris (5e). Dans le cas contraire, l'Editeur fera présenter une quittance par la poste, le 15 Janvier 1906.

LIVRAISON DU 15 DÉCEMBRE 1905

Pages

I. — SUR LA PRODUCTION DES TUBERCULES AÉRIENS DE LA POMME DE TERRE (avec figure dans le texte), par **M. L. Blaringhem** 501

II. — REMARQUES ANATOMIQUES SUR *LINARIA* × *STRIATO-VUGARIS* (avec figures dans texte,) par **Aug. Daguillon**. 508

III. — RECHERCHES SUR LA NAISSANCE DES FEUILLES ET SUR L'ORIGINE FOLIAIRE DE LA TIGE (avec planches et figures dans le texte), par **M. Léon Flot** (*suite*). 519

IV. — REVUE DES TRAVAUX D'ANATOMIE, parus de 1897 à 1902 (avec figures dans le texte), par **M. H. Ricòme** (*suite*) 536

V. — REVUE DES TRAVAUX DE TÉRATOLOGIE VÉGÉTALE, parus de 1895 à 1899 (avec figures dans le texte), par **M. C. Houard** (*suite*). 544

VI. — TABLES DU VOLUME DE 1905 555

Cette livraison renferme en outre quarante et une figures dans le texte.

Pour le mode de publication et les conditions d'abonnement, voir à la troisième page de la couverture.

SUR LA
PRODUCTION DES TUBERCULES AÉRIENS
DE LA POMME DE TERRE

par **M. L. BLARINGHEM**

Tout récemment on signalait une ressemblance entre la variété connue de pomme de terre « Géante bleue » et le *Solanum Commersoni* violet, obtenu en 1901 par M. Labergerie, horticulteur à Verrières (Vienne) (1). L'absence de caractères morphologiques précis pour la diagnose de ces variétés de multiplication ne permet pas d'établir une distinction sérieuse entre ces formes, dont les différences ne sont le plus souvent que des tendances soumises à l'action directe du milieu. En particulier, le fait que « le Solanum violet forme de nombreux tubercules aériens, il n'a pas été signalé de semblables formations dans la Géante bleue (2) », ne peut servir d'argument dans la discussion (3). Je me propose dans cette note de mettre en évidence quelques-unes des causes qui, *dans les conditions normales de grande culture*, déterminent la production de tubercules sur les tiges aériennes de la pomme de terre et d'expliquer ainsi la rareté d'un phénomène considéré par la plupart des auteurs (4) comme une anomalie végétale.

La présence de tubercules sur les tiges aériennes de la « Géante

(1) J. Labergerie : Le *Solanum Commersoni* et ses variations. Paris 1905.

(2) J. Labergerie : Le *Solanum Commersoni* (*Bulletin de la Société Nationale d'Agriculture de France*, t. LXV. 1905, p. 605).

(3) Autant que j'ai pu en juger par l'examen d'une seule plante, le *Solanum Commersoni* violet de M. Labergerie diffère de la « Géante bleue », dans la culture en terrain très humide, par la couleur violet-gris de ses tubercules mûrs, l'abondance des lenticelles et aussi la maturité plus précoce. Le goût du *Solanum* violet m'a paru sensiblement supérieur à celui de la « Géante bleue ».

(4) M. T. Masters : Vegetable Teratology. Londres. 1869, p. 420, fig. 201. et O. Penzig. Pflanzenteratologie. Bd. II. Gênes, 1894, p. 172.

bleue », m'avait été signalée comme assez commune par quelques agriculteurs de la vallée fertile et humide de la Lawe (Pas-de-Calais). J'ai eu l'occasion d'en examiner avec soin deux champs soumis à des conditions de culture très différentes. Dans l'un, mal entretenu et peu fumé, les plantes étaient en pleine maturité à la fin du mois de septembre. La proportion des pieds présentant l'anomalie n'atteignait pas 10 °/₀ et les tubercules aériens très petits se trouvaient seulement à la base des tiges. Les plantes de l'autre champ, au contraire, étaient à la même époque en pleine végétation. Une culture soignée, un sol bien fumé, et aussi l'opération du sulfatage avaient produit des tiges très longues, dépassant souvent 1 m. 50, épaisses et charnues dont les ramifications latérales étaient encore couvertes de feuilles bien vertes. A cette époque éloignée de la maturité, j'ai pu récolter un grand nombre de tubercules aériens dont les plus développés dépassent un poids de 100 grammes. La bonne nutrition et surtout la maturité tardive semblent donc favoriser la production de tubercules sur les tiges aériennes de la « Géante bleue ».

Elle est assez irrégulière. Certains pieds dont les tiges sont dressées n'en portent pas de traces; d'autres, au contraire, à tiges longues et couchées, montrent la tubérisation complète ou partielle de la plupart de leurs bourgeons. Ils donnent des tubercules ramifiés aux formes multiples, des rameaux à demi tubérisés portant à la base un renflement amylacé, prolongé en une tige normale avec de nombreuses feuilles, ou bien encore des rameaux épaissis, arqués ou sinueux, présentant des caractères intermédiaires entre la tige et le tubercule. Ces cas de transition se trouvent souvent réunis sur la même branche. La plupart des tubercules aériens formés à une certaine distance du sol, montrent à leur surface de petits bourgeons saillants couverts de feuilles vertes, et rappellent les productions figurées par Duchartre dans ses Éléments de Botanique (fig. 125 et 126 de la 3ᵉ édit., Paris, 1885).

Les tubercules aériens sont moins nombreux sur les plantes qui ont fleuri, mais cette règle est loin d'être absolue. On sait que les variétés de pomme de terre à grands rendements donnent peu de fleurs et que celles-ci ne forment que très rarement des fruits. La fleur, après son épanouissement, se détache du pédoncule qui la porte et tombe. Sur de nombreux pieds observés, je n'ai trouvé qu'un fruit de petite taille dur et verdâtre encore au moment de la récolte. Il n'est pas rare par contre de voir, sur ces grappes florales dépourvues de fruits et gonflées de sève, des feuilles ou des bractées plus ou moins développées. Dans un cas, j'ai même récolté sur une inflorescence une véritable petite plante de pomme de terre complète avec une tige feuillée, des racines et un tubercule souterrain (fig. 1).

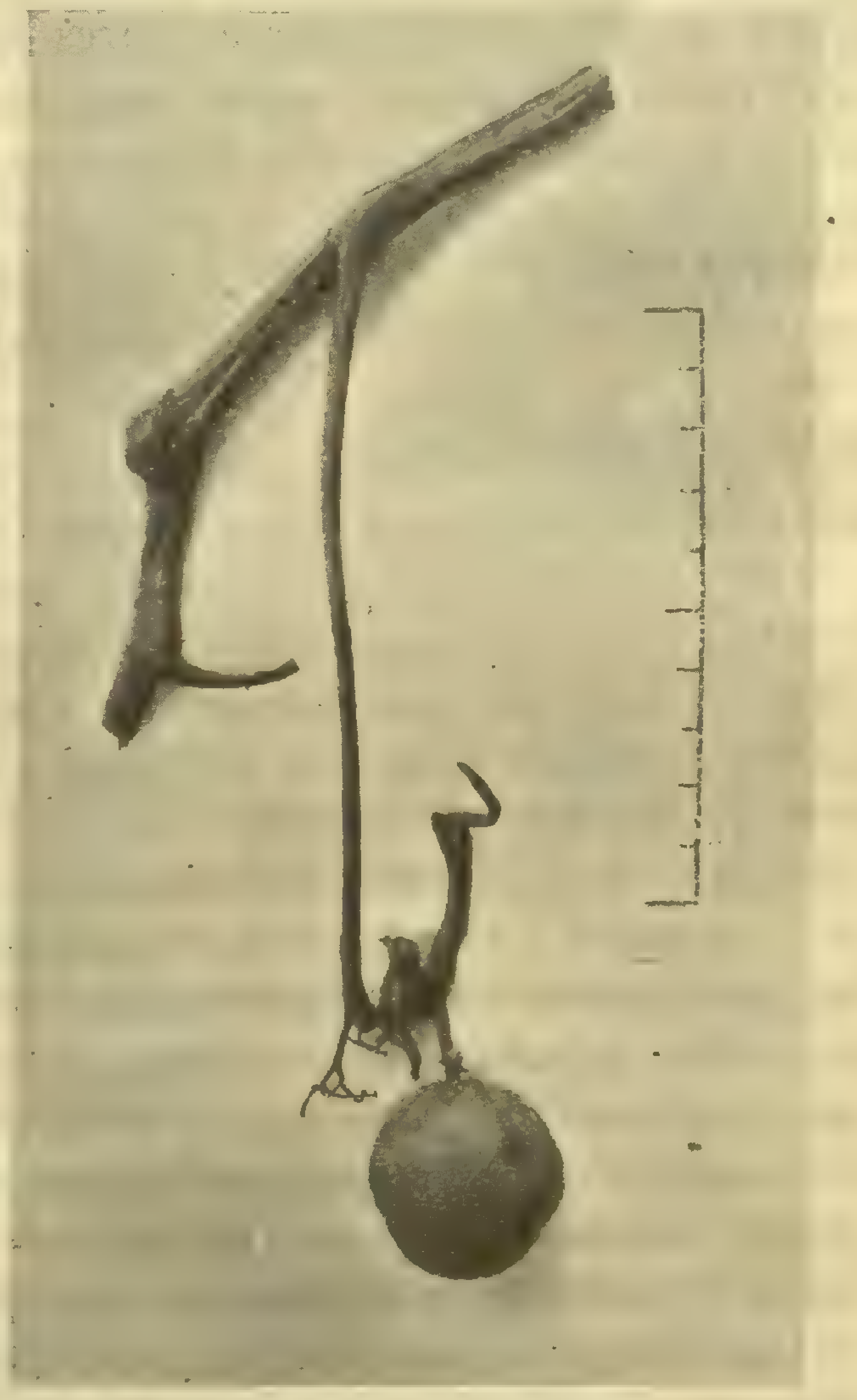


Fig. 1. — Plante de pomme de terre dont le tubercule semence s'est développé sur une inflorescence latérale de « Géante bleue ».

Voici, à mon avis, les circonstances qui ont produit cette anomalie très curieuse. Un tubercule aérien s'est formé, sans doute après la chute des fleurs, sur l'inflorescence au point de séparation des pédoncules floraux. Il a donné naissance immédiatement à une tige verte de 5 centimètres de longueur, portant une touffe de feuilles mortes et en grande partie décomposées au moment de la récolte, puis à deux bourgeons tubérisés portant aussi quelques feuilles vertes très réduites et enfin à un stolon de 1 centimètre 8 qui s'est enfoncé dans le sol. Ce stolon a produit à son extrémité un tubercule souterrain, arrondi, de 2 centimètre 8 de diamètre et, au point où il perce le sol, un petit tubercule pyriforme de la grosseur d'une lentille portant à la base quelques racines adventives.

L'examen du pied de « Géante bleue » qui présentait cette anomalie m'a permis de déterminer les conditions très particulières qui ont contribué à sa formation. La grappe florale était portée *latéralement* par une tige épaisse, de 1 mètre 20 de longueur, dont de nombreux bourgeons étaient tubérisés à partir d'une fracture faite à 30 centimètres du sol ; les autres parties aériennes intactes de la plante ne portaient aucun tubercule. La tige devait s'être brisée par accident à une date déjà ancienne, puisque les lèvres de la rupture étaient en grande partie déjà décomposées. J'ai de sérieuses raisons de croire que la séparation accidentelle de la tige est la cause principale de la production de l'anomalie.

En effet, j'ai constaté souvent dans la « Géante bleue » et sur d'autres variétés tardives de pommes de terre, que les rameaux qui portaient des tubercules aériens étaient détachés plus ou moins complètement de la tige principale qui leur donnait naissance. La présence dans les cultures d'une plante volubile vivace, le *Convolvulus arvensis*, qui s'enroule sur les tiges et les rameaux de la pomme de terre et termine sa croissance en août, après la floraison, était la cause la plus commune de la mutilation. A une époque où les tiges de la « Géante bleue » continuaient à s'allonger par suite de sa maturité tardive et des pluies fréquentes de l'année (1), le liseron déjà mort formait des attaches solides, fixant à une distance invariable du sol les rameaux qui lui servaient de support. La croissance continue de la tige principale amenait la rupture complète ou partielle, à l'aisselle des feuilles, de rameaux latéraux en pleine vigueur et bourrées de réserves. Couverts en partie par l'abondance des tiges feuillées que donne la variété en question, ils se trouvaient dans les conditions très particulières d'humidité et de lumière diffuse, qui ont permis à Vöchting (2) d'obtenir expérimentalement des tubercules sur les boutures aériennes d'*Oxalis crassicaulis*.

J'ai pu vérifier cette hypothèse sur quelques variétés tardives de pomme de terre. La cueillette faite à la fin de septembre et en octobre de rameaux de « Géante bleue » en pleine vigueur et bourrés de réserves, dépourvus de toute production qui pût indiquer un début de tubérisation, m'a fourni deux lots que j'ai soumis aux traitements qui suivent : le premier séché en plein air sous un hangar ne m'a naturellemant donné aucune production anormale ; le second conservé dans une boîte de botanique, c'est-à-dire dans une atmosphère obscure et humide, m'a fourni en moins de trois semaines des tubercules arrondis, colorés en rouge vif dépassant la grosseur d'une noisette. Des résultats analogues ont été obtenus avec la pomme de terre « Zoulou » tardive et à peau blanche.

---

(1) G. E. Forsberg, de Stockolm, a signalé (*Bot. Centrabb.* 1886, Bd. XXVI, p. 121) la fréquence de tubercules sur les tiges aériennes de la pomme de terre dans les années humides.

(2) H. Vöchting : Zur Physiologie der Knollengewächse (*Jahrb. fur. wissensch. Botanik.* Bd. XXXIV, 1900, p. 1-148).

Enfin, sur un pied de *Solanum Commersoni* violet, que M. Constantin, professeur de culture au Muséum, m'avait remis pour la culture en terrain très humide, j'ai obtenu un semblable tubercule sur un rameau très tardif après sa section partielle au point d'attache de la tige principale. C'est le seul tubercule aérien que j'ai pu observer sur cette plante cultivée d'ailleurs avec des soins particuliers.

Ces faits s'expliquent parfaitement si l'on tient compte des travaux de Laurent, de Vöchting et Noël Bernard sur la tubérisation de la pomme de terre.

Vöchting (1) cultive des plantes des variétés Marjolin, Belle de Fontenay, Royale.... en supprimant la production de tubercules souterrains. La tige aérienne se développe et de l'aisselle des feuilles partent des stolons qui pénètrent dans le sol et se tubérisent bientôt à leur pointe. C'est le cas signalé plus haut de la formation du tubercule sphérique développé dans le sol à la pointe du stolon envoyé par la plantule aérienne. Vöchting a montré qu'il n'était pas nécessaire que ces stolons s'enfoncent dans le sol pour obtenir des tubercules. En les enveloppant dès leur sortie de la tige avec des feuilles d'étain, il a réussi à provoquer la production de tubercules simples ou ramifiés portant des feuilles ou même des stolons secondaires. L'atmosphère humide et l'obscurité suffisent d'après lui à déterminer la tubérisation de bourgeons qui reçoivent une nourriture abondante.

E. Laurent avait déjà signalé l'importance de la nutrition pour la production d'amidon dans les tiges vertes de pomme de terre et l'obtention accidentelle de tubercules aériens dans ces conditions (1). Il fait développer ses boutures à l'obscurité et sur des solutions de saccharose et il obtient ainsi à l'aisselle des feuilles des tubercules gorgés d'amidon de 1 cm. de long et de 0,5 cm. de diamètre.

---

(1) Vöchting : *Loc. cit.*

Tout récemment N. Bernard (2) a montré que la qualité sucrée de la nourriture n'est pas un facteur indispensable pour la réussite de l'expérience. La culture de boutures de tiges aériennes d'une variété précoce, boutures dont on avait coupé le bourgeon terminal, fournit des tubercules lorsqu'on les place sur des solutions de chlorure de potassium comme sur des solutions de glucose à une concentration déterminée. Les boutures étaient placées à la lumière diffuse sous une grande cloche et dans une serre dont la température restait comprise entre 15 et 20 degrés. De ces expériences et d'autres faits observés soit sur la pomme de terre soit sur des graines d'Orchidées mises à germer, N. Bernard conclut que la formation des tubercules est caractéristique d'un certain degré de concentration de la sève.

Les faits que j'ai signalés me paraissent fournir d'une part des vérifications expérimentales des opinions données ci-dessus et d'autre part l'explication de nombreux cas tératologiques observés dans la culture et signalés depuis longtemps. Une variété tardive et très vigoureuse de pomme de terre trouve à l'automne, dans un sol humide, les conditions d'obscurité relative, de transpiration limitée qui déterminent une dessication lente et progressive des tiges et des rameaux aériens. On passe nécessairement par la période de concentration de sève qui produit la tubérisation. Il suffit que les circonstances climatériques favorables soient maintenues un temps suffisant pour que les réserves accumulées dans les organes, tiges et feuilles, soient déposées sous forme d'amidon dans les rameaux encore jeunes qui deviennent alors charnus ou dans les bourgeons qui se développent tardivement à l'aisselle des feuilles en tubercules aériens.

---

(1) Emile Laurent : Stärkebildund aus Glycerin (*Botanische Zeitung*. Bd. XLIV, 1886, p. 151) et Recheréhes expérimentales sur la formation de l'amidon aux dépens de solutions organiques (*Bulletin Société Royale de Botanique de Belgique*, t. XXVI, 1887, p. 243-270).

(2) N. Bernard: Conditions physiques de tubérisation chez les Végétaux (*Comptes Rendus Académie des Sciences*. t. CXXXV, 1902, pages 706-708) et Mécanismes physiques d'actions parasitaires (*Bulletin Société Linnéenne de Normandie*, 5e série, t. VI, 1902, pages 127-145).

Quoi qu'il en soit, on ne peut regarder ces productions comme particulières à une variété de pomme de terre. Tout au plus, peut-on signaler la tendance plus ou moins grande à la formation de tubercules aériens dans les conditions normales de grande culture comme un caractère en corrélation avec une grande vigueur de végétation et une maturité tardive.

REMARQUES ANATOMIQUES

SUR *LINARIA × STRIATO-VULGARIS*

par M. Aug. DAGUILLON

On sait que la Linaire striée (*Linaria striata* DC.) offre une variété à fleur beaucoup plus grande que celle du type, de couleur jaunâtre avec palais orangé et lèvre supérieure striée de violet, et se prolongeant par un éperon de longueur égale à celle du tube de la corolle.

De Brébisson (Flore de Normandie) avait élevé cette variété au rang d'espèce sous le nom de *Linaria ochroleuca*. Mais comme elle croît toujours au voisinage des *L. striata* DC. et *vulgaris* Moench, et que les caractères qui distinguent son organisation florale sont intermédiaires entre ceux de ces dernières, on s'accorde généralement à en faire plutôt un hybride de ces deux espèces, qui serait *Linaria×striato-vulgaris*.

Gagnepain (1) a observé cet hybride dans des conditions qui lui permettaient de considérer avec vraisemblance *L. vulgaris* comme la mère, et a fait une intéressante étude des caractères offerts par son pollen.

Chaque fois qu'on se trouve en présence d'une forme hybride ou présumée telle, il y a quelque intérêt à examiner si l'appareil végétatif de cette forme n'emprunterait pas des caractères anatomiques à chacune des deux espèces qui l'ont produite ; dans le cas d'une simple présomption d'hybridité, une réponse affirmative peut fournir des arguments en sa faveur (2). J'ai eu la curiosité de me livrer

(1) Gagnepain : *Sur le pollen des hybrides* (Bull. Soc. Hist. nat. Autun, février 1901).

(2) On connaît les intéressantes contributions apportées à la connaissance des caractères anatomiques des hybrides par Muirhead Macfarlane, Brandza, Gauchery, etc. — Muirhead Macfarlane : *A comparison of the minute structure of plants hybrids with that of their parents, and its Bearing of biological problems*

à cet examen sur des échantillons de *Linaria ochroleuca* que j'ai recueillis l'été dernier (1904) à Tréveneuc (Côtes-du-Nord), où leur présence m'avait été obligeamment signalée par M. le Dr Aubert, de Lyon, qui était, comme moi, de passage dans la région. Je n'ai pas besoin d'ajouter que les échantillons de *L. vulgaris* et de *L. striata* qui m'ont fourni les termes de comparaison ont été recueillis dans le voisinage immédiat des précédents et au même état de développement.

Tige. — Une coupe transversale faite dans la partie végétative de la tige aérienne de *Linaria vulgaris* (fig. 1) montre, sous l'épiderme, une écorce formée de trois ou quatre assises de cellules : celles des deux ou trois assises les plus externes sont à peu près isodiamétriques, et celles de l'assise immédiatement sous-épidermique, en particulier, sont un peu plus étroites, dans le sens tangentiel, que celles de l'épiderme lui-même ; quant aux cellules de l'assise la plus profonde, elles sont notablement allongées dans le sens de l'axe de la tige. Enfin, à ces assises corticales proprement dites s'ajoute un endoderme des mieux caractérisés, dont les cellules, sensiblement plus larges dans le sens tangentiel que dans le sens radial, sont allongées plus nettement encore que celles de l'assise précédente dans la direction de l'axe.

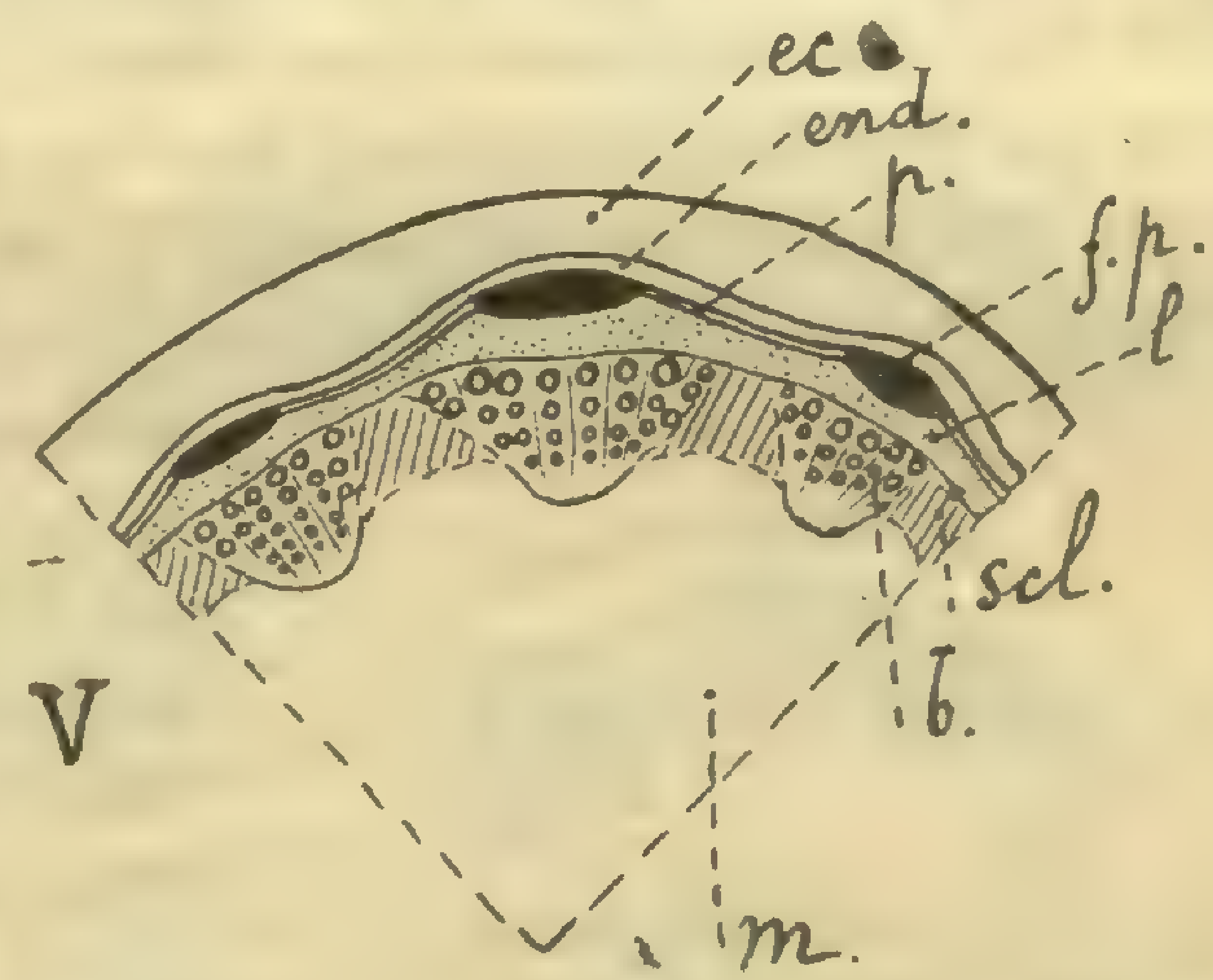


Fig. 1. — Un secteur de coupe transversale schématique dans la tige aérienne de *Linaria vulgaris* (Gr. 44). — *ec.*, écorce ; *end.*, endoderme ; *p.*, péricycle ; *f.p.*, fibres péricycliques ; *l*, liber ; *b.*, bois ; *scl.*, sclérenchyme intercalé entre les faisceaux ; *m.*, moelle.

(Transactions of the Royal Society of Edinburgh, vol. XXXVII, part. I, n° 14, 1892). — Brandza : *Recherches anatomiques sur la structure de l'hybride entre* Æsculus rubicunda *et* Pavia flavia (Rev. gén. de Botanique, t. 2, p. 301). — Id. : *Recherches anatomiques sur les hybrides* (Id., p. 433 et 471). — Gauchery : *Hybrides de* Cistus (Ass. fr. pour l'Avancement des Sciences, 22e session, 1893). — Id. : *Sur un hybride des* Papaver Rhaeas *et* dubium (Id., 23e session, 1894).

Dans le cylindre central, autour d'une large moelle, on observe un cercle de faisceaux libéro ligneux assez nombreux, par exemple 13. Chacun de ces faisceaux est assez large, et sa partie ligneuse comprend, par exemple, en moyenne 6 rangées radiales de vaisseaux. Quant au liber, il est bien développé en face des paquets ligneux, mais aussi dans les intervalles qui les séparent, de manière à constituer un anneau continu, à peine plus épais au niveau des faisceaux. En face de ces derniers, au dos du liber et sous l'endoderme, on observe des faisceaux de sclérenchyme nettement lignifié ; chacun de ces faisceaux comprend un nombre assez considérable de fibres, qui peut varier, par exemple, de 12 à 20. En examinant un de ces faisceaux sur ses flancs, on le voit se raccorder avec une couche de cellules à membranes minces et cellulosiques, que le liber refoule contre l'endoderme ; cette couche n'est autre chose que le péricycle, qui se différencie donc en sclérenchyme au niveau des faisceaux. Les espaces laissés libres, en dedans du liber, entre les faisceaux libéro-ligneux primaires sont presque entièrement occupés par un amas de fibres à membranes lignifiées, peu différentes de celles qui sont intercalées entre les éléments vasculaires des faisceaux ; ces fibres sont particulièrement larges au voisinage de la moelle. Avec les pointes des faisceaux libéro-ligneux, la limite interne de cette zone sclérenchymateuse dessine autour de la moelle une ligne assez régulièrement festonnée.

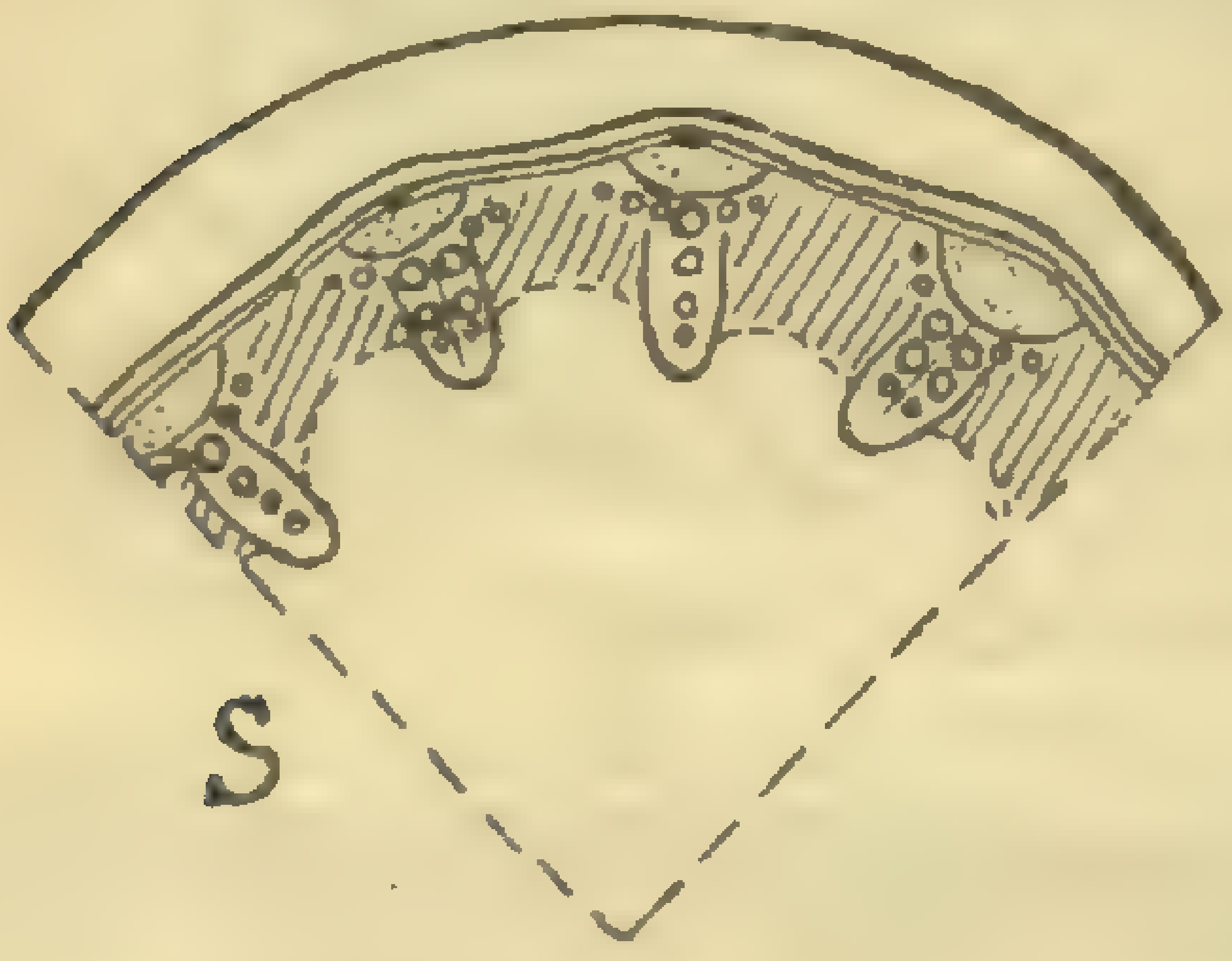


Fig. 2. — Un secteur de coupe transversale schématique dans la tige aérienne de *Linaria striata* (Gr. 44).

Si on fait de même une coupe transversale dans la tige aérienne de *L. striata* (fig. 2), on retrouve la même disposition générale, mais avec quelques différences de détail. L'écorce comporte encore trois ou quatre assises concentriques de cellules ; mais celles de l'assise sous-épidermique sont assez fortement serrées les unes contre les autres, de manière que les faces latérales de leurs membranes soient assez régulièrement orientées dans une direction radiale et que l'assise tout entière prenne un aspect vaguement palissadiforme. — Le nombre des faisceaux libéro-ligneux paraît généralement plus grand que chez *L. vulgaris*, par exemple 16. Par contre, la partie ligneuse de chaque faisceau ne comprend qu'un petit nombre de rangées radiales de vaisseaux, par exemple deux ou trois, parfois même une seule ; toutefois, vers le bord externe de cette sorte d'étroite lame vasculaire, quelques vaisseaux s'ajoutent latéralement, de chaque côté, de manière que la coupe transversale de la partie ligneuse ait, dans son ensemble, un peu la forme d'un T à sommet externe. Le liber n'est guère développé qu'au niveau des faisceaux libéro-ligneux. Les faisceaux de fibres qui, chez *L. vulgaris*, sont adossés à sa face externe, sont ici absents ou très réduits, par exemple à 1, 2 ou 3 fibres au maximum. Le péricycle peut encore être distingué, et il se poursuit d'un faisceau à l'autre par une couche mince et continue. Le sclérenchyme des rayons médullaires est au moins aussi développé que dans l'espèce précédente ; il semble même que ses caractères soient plus accusés que chez *L. vulgaris* ; ses fibres se distinguent plus nettement de celles du bois ; leur lumière est notablement réduite, et la limite interne de leur paroi offre, en coupe transversale, un contour irrégulièrement crénelé ; cette différenciation plus nette du sclérenchyme contribue à rendre particulièrement précis les contours latéraux des lames vasculaires.

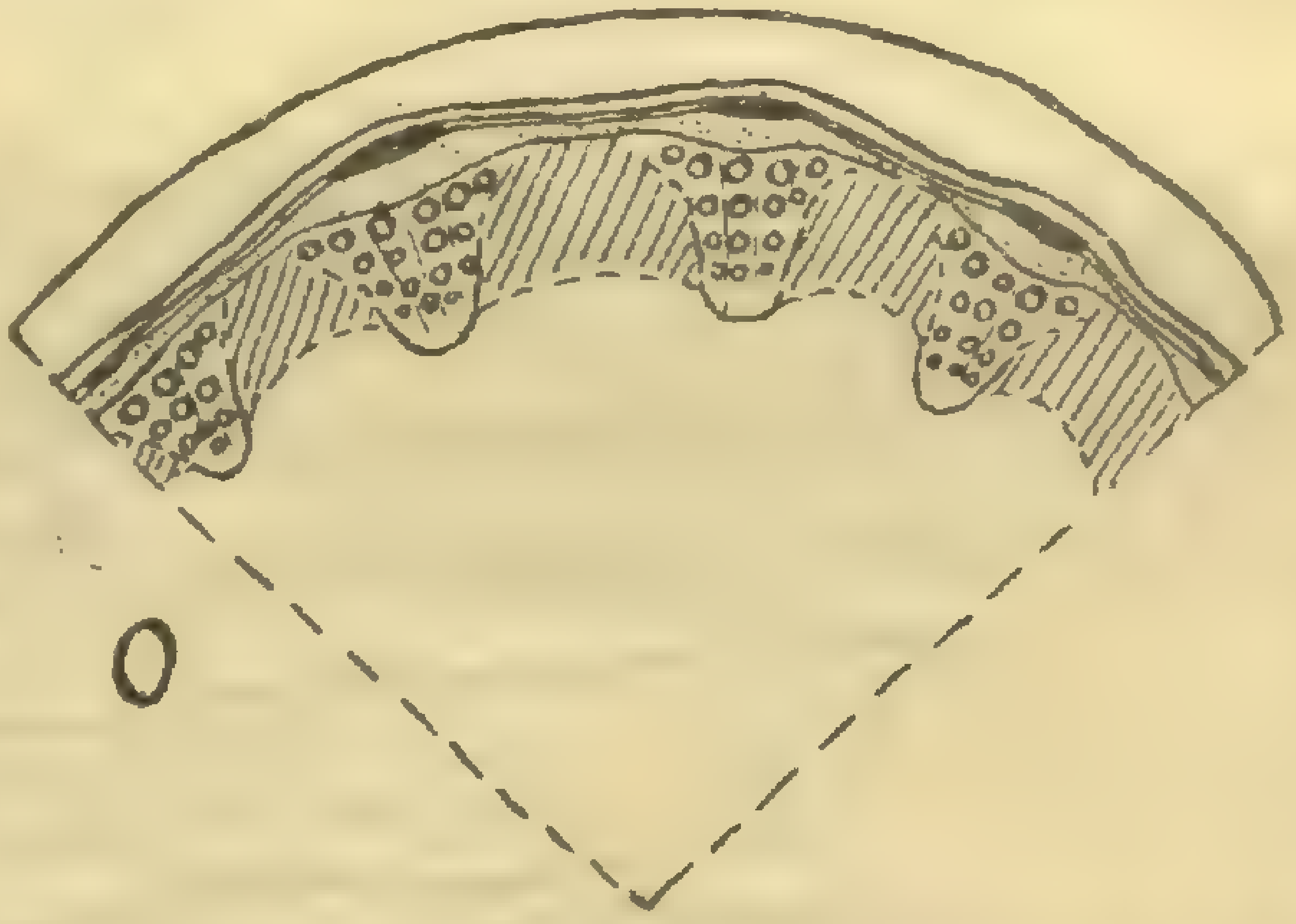


Fig. 3. — Un secteur de coupe transversale schématique dans la tige aérienne de *Linaria ochroleuca* (Gr. 44).

Chez *L. ochroleuca* (fig. 3), on retrouve, bien qu'avec moins de netteté, l'aspect palissadiforme de l'assise sous-épidermique. Le nombre des faisceaux libéro-ligneux est aussi grand que chez *L. striata* (par exemple 16), et leur partie ligneuse forme encore une étroite lame vasculaire, un peu plus large cependant que celle de *L. striata*, et comprenant par exemple 3 ou 4 rangés radiales de vaisseaux. Par contre, le liber forme, comme chez *L. vulgaris*, un anneau continu, bien que notablement aminci entre les faisceaux

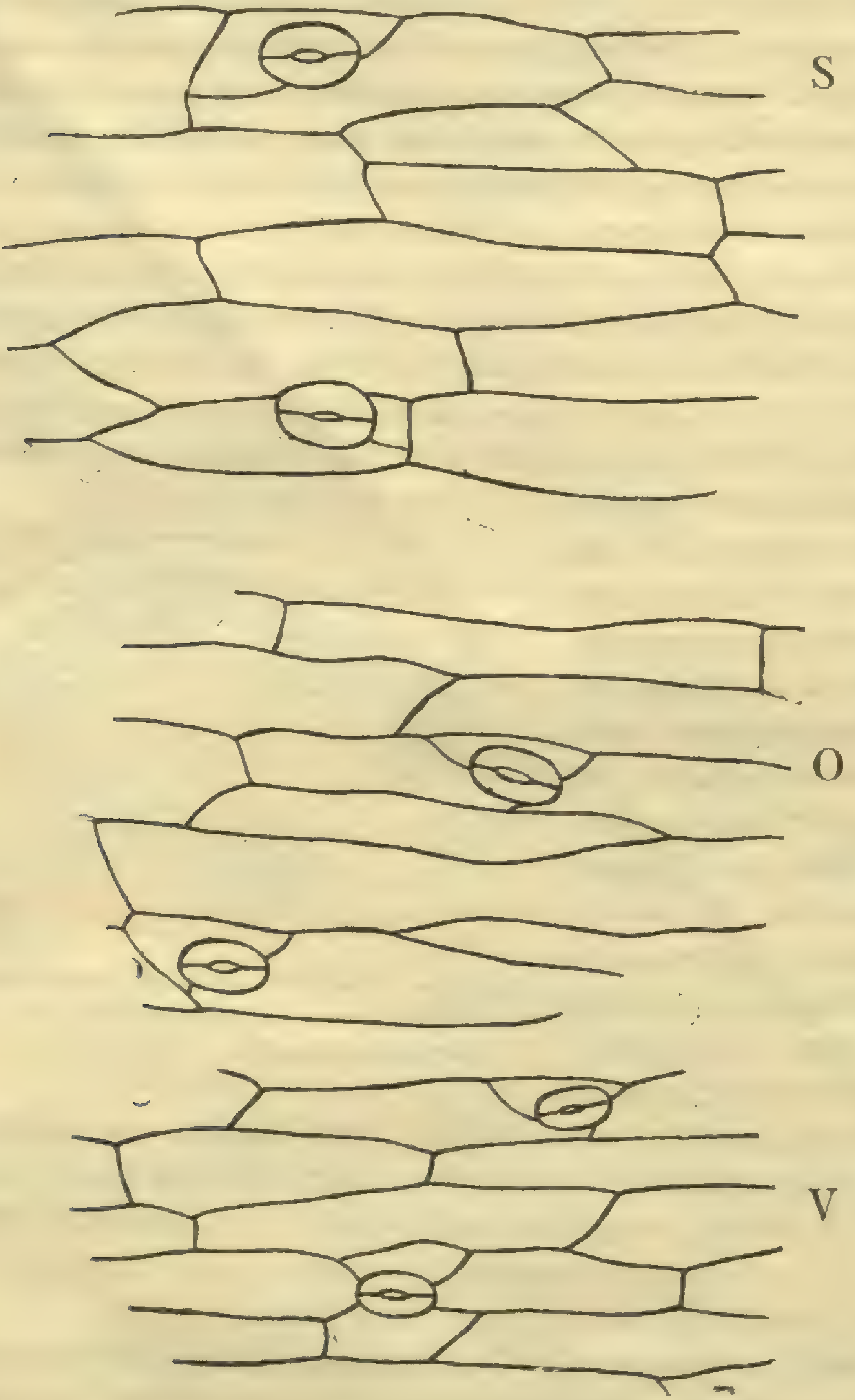


Fig. 4. — Epiderme de la tige, vu de face, chez *Linaria vulgaris* (V), *ochroleuca* (O) et *striata* (S). (Gr. 325).

libéro-ligneux, et les faisceaux de fibres péricycliques, sans être

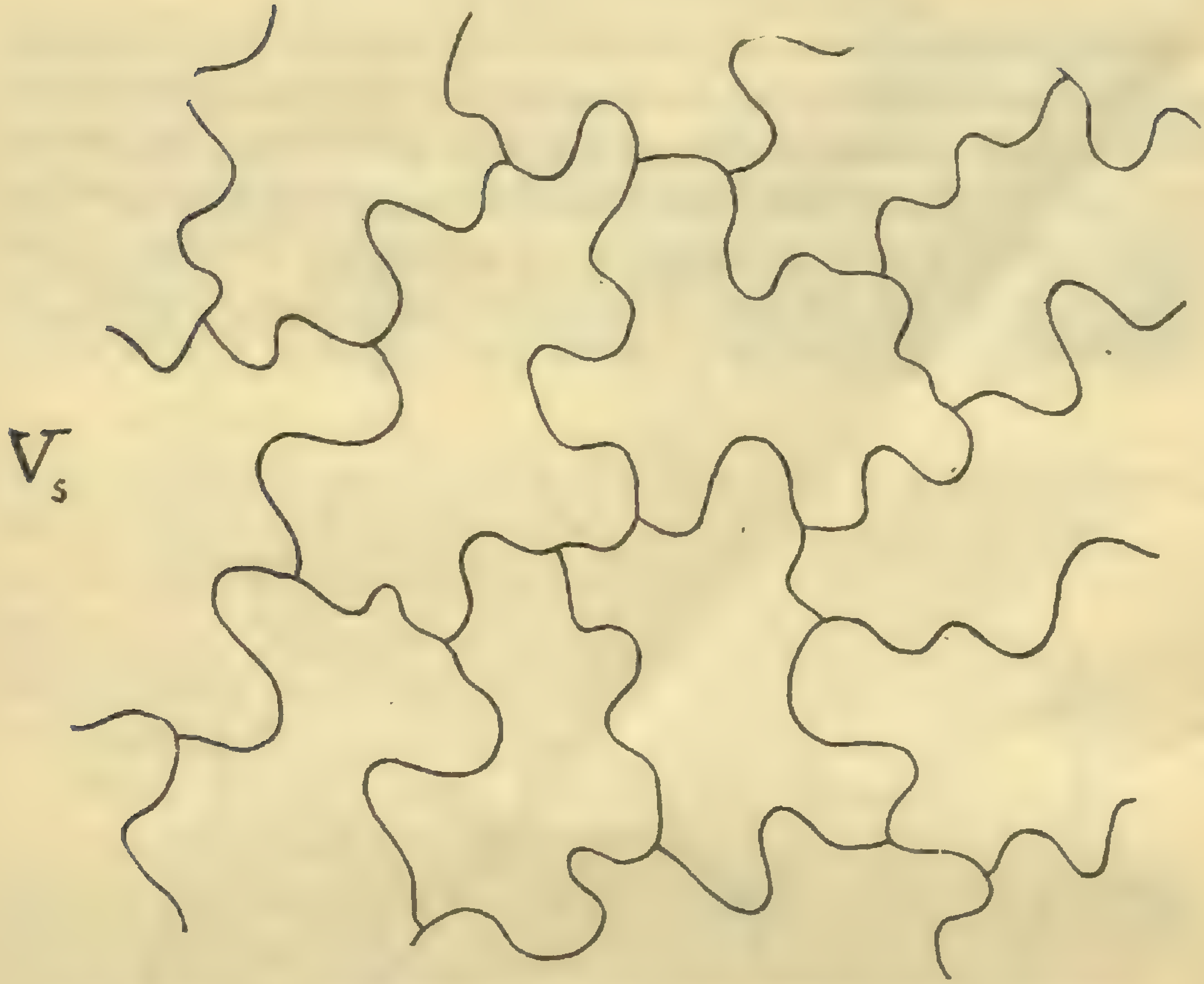


Fig. 5. — Epiderme supérieur de la feuille de *Linaria vulgaris*. (Gr. 450).

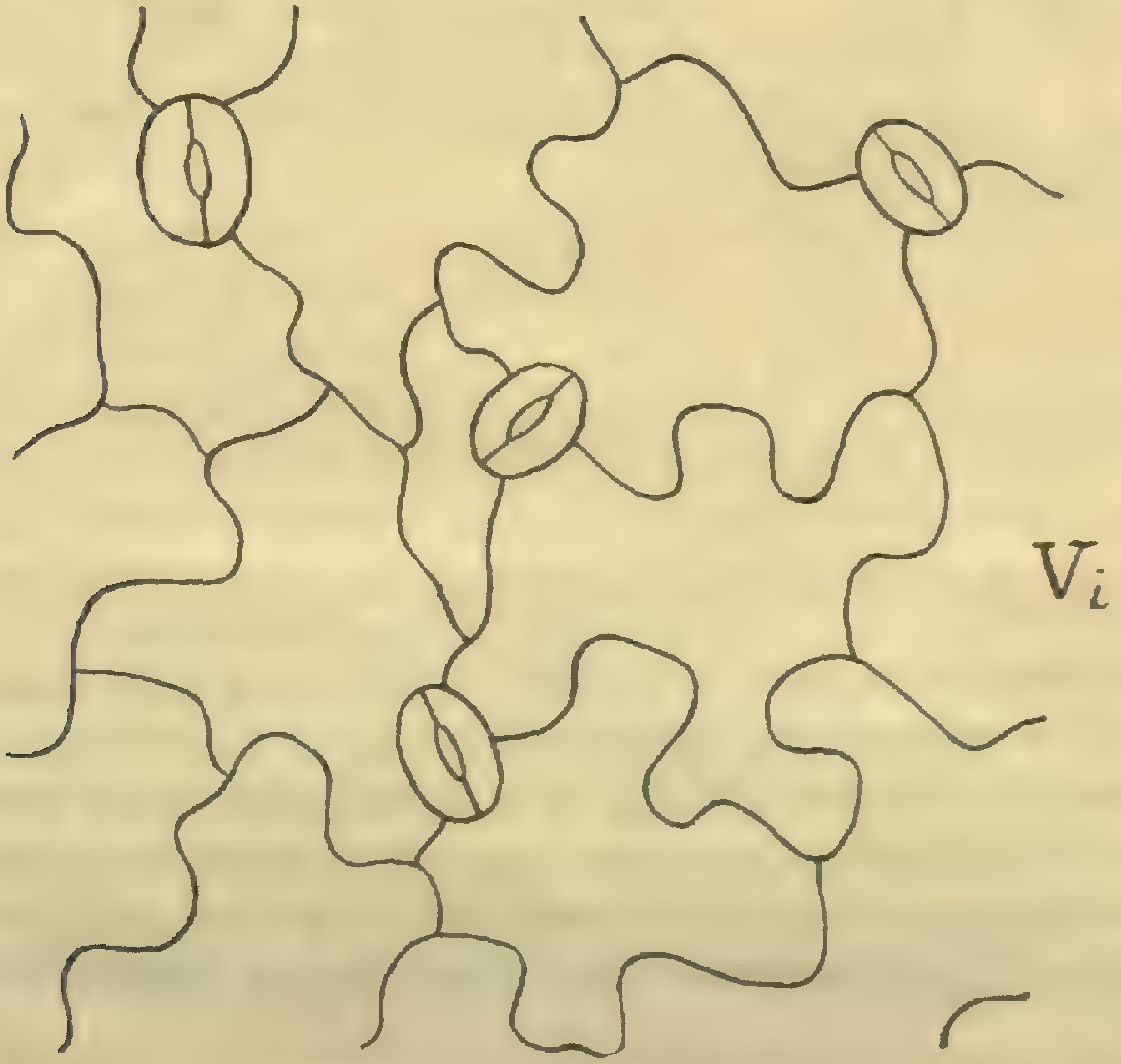


Fig. 6. — Epiderme inférieur de la feuille de *Linaria vulgaris*. (Gr. 450).

aussi riches que chez *L. vulgaris*, prennent cependant un développement assez grand pour comprendre au moins une dizaine de fibres. Quant au sclérenchyme des rayons médullaires, il offre à peu près les mêmes caractères que chez *L. striata*, bien que les membranes des fibres y paraissent un peu moins épaisses. — En somme, en ce qui concerne la structure de la tige aérienne, *L. ochroleuca* se rapproche de *L. striata* par l'aspect de l'assise sous-épidermique, le nombre et la forme de faisceaux libéro-ligneux, l'aspect du sclérenchyme périmédullaire, et de *L. vulgaris* par la continuité de l'anneau libérien et le développement du sclérenchyme péricyclique : les caractères de *L. ochroleuca* sont ici nettement intermédiaires entre ceux de *L. vulgaris* et de *L. striata*.

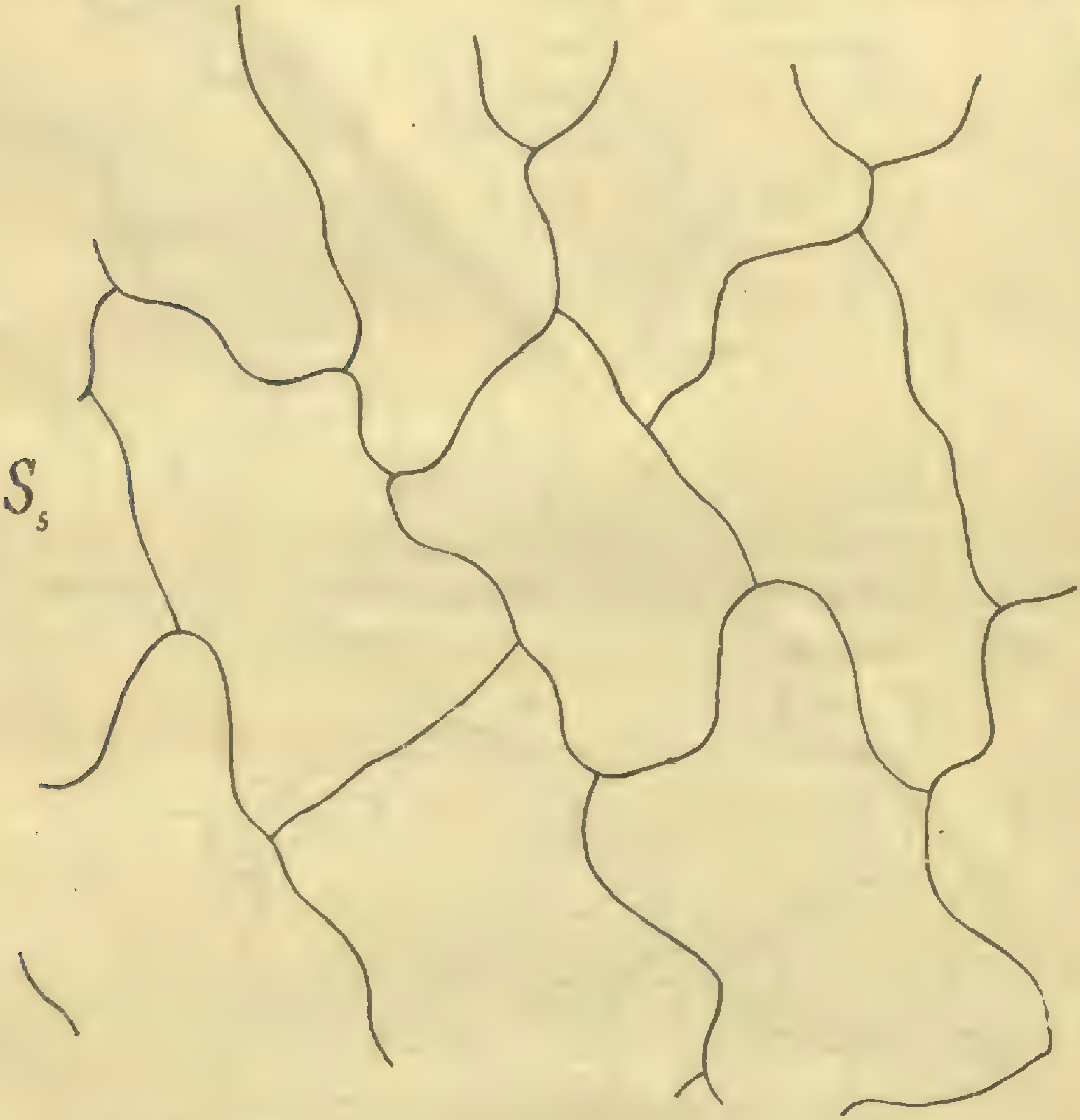


Fig. 7. — Epiderme supérieur de la feuille de *Linaria striata*. (Gr. 450).

On peut ajouter à cela le caractère que fournit l'épiderme de la tige, vu de face : l'examen attentif de la figure 4 montre que les dimensions des cellules épidermiques de *L. ochroleuca* sont intermédiaires entre celles des *L. vulgaris* et *striata*, cette dernière espèce possédant les dimensions les plus grandes.

Feuille. — Dans les deux espèces, ainsi que dans la forme intermédiaire, la feuille végétative a une structure bifaciale, et

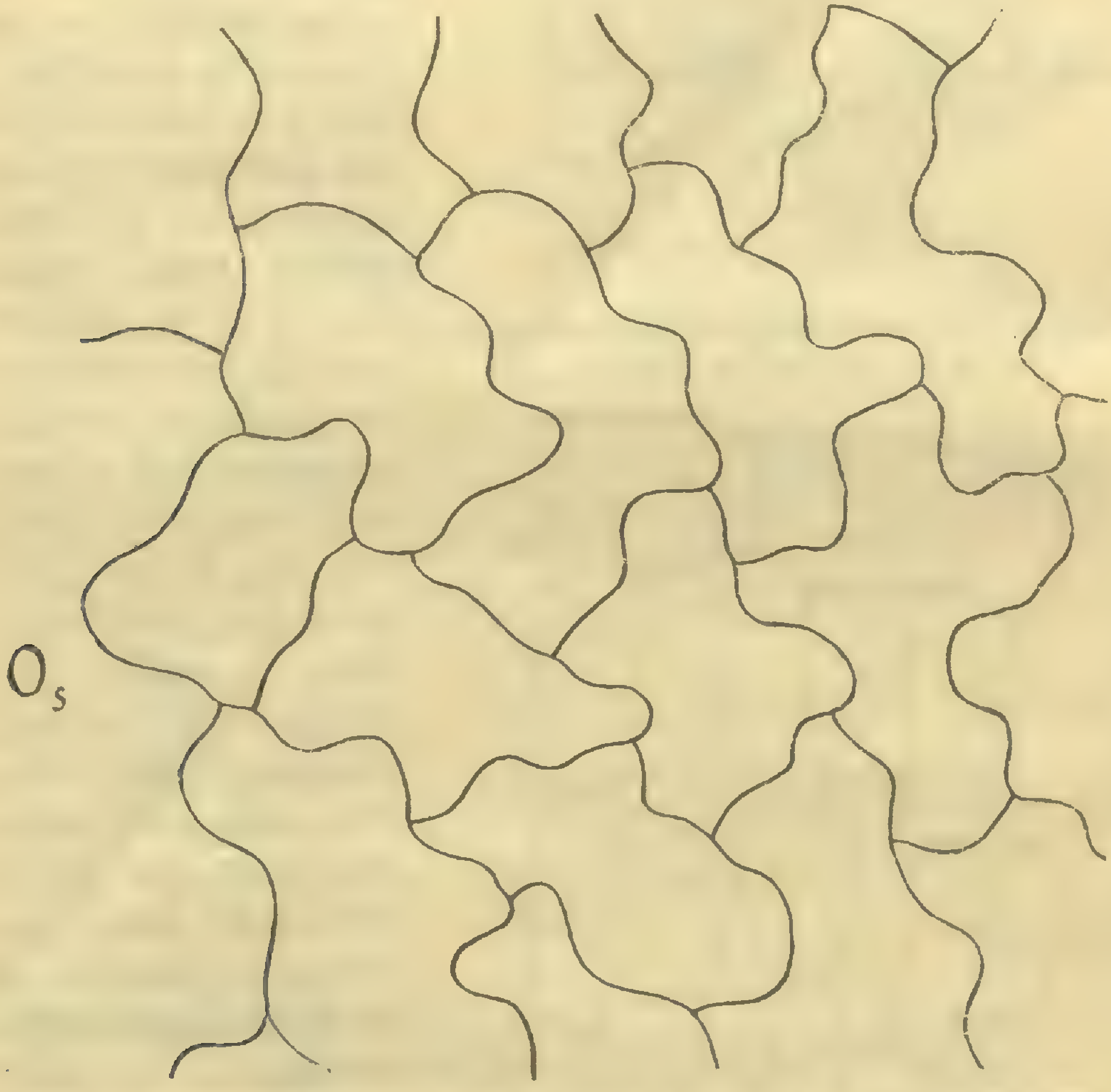


Fig. 8. — Epiderme supérieur de la feuille de *Linaria ochroleuca.* (Gr. 450).

l'épiderme supérieur se distingue nettement de l'épiderme inférieur par l'absence complète de stomates. Chez *L. vulgaris* les cellules ont, dans l'un et l'autre épiderme, des parois profondément sinueuses (fig. 5 et 6). Chez *L. striata*, celles de l'épiderme supérieur ont des parois simplement ondulées ; elles sont, d'ailleurs, notablement plus grandes que chez *L. vulgaris* (fig. 7). L'examen de la figure 8 montre que l'épiderme supérieur de *L. ochroleuca* offre des caractères intermédiaires entre ceux des deux espèces : les sinuosités des parois cellulaires tendent à s'effacer pour faire place à de simples ondulations ; quant aux dimensions des cellules, elles rappellent plutôt celles de *L. vulgaris*. Dans les trois formes l'épiderme inférieur offre à peu près les mêmes caractères.

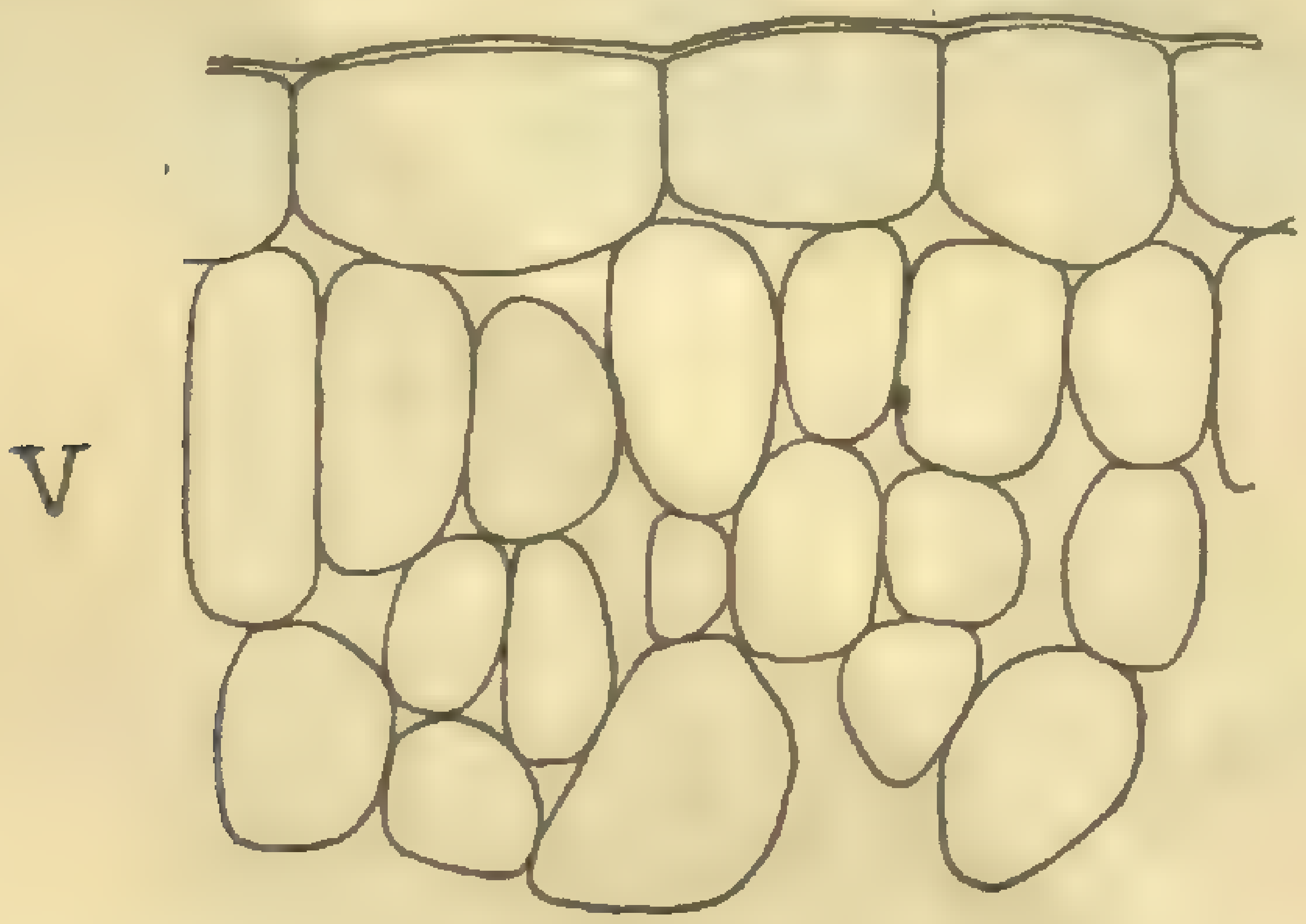


Fig. 9. — Epiderme et tissu en palissade de *Linaria vulgaris*. (Gr. 340).

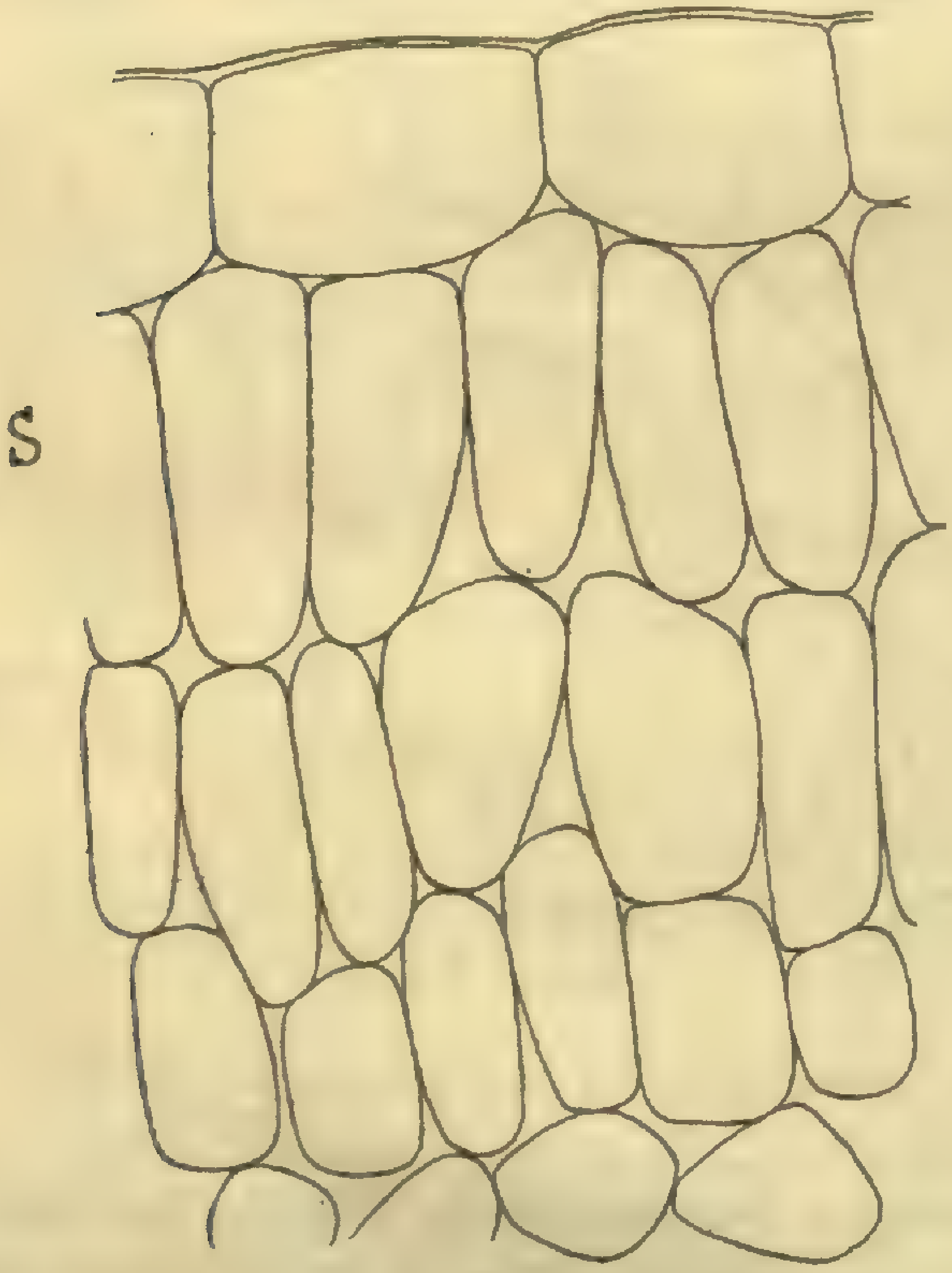


Fig. 10. — Epiderme et tissu en palissade de *Linaria striata*. (Gr. 340).

Le mésophylle de *L. vulgaris* comprend, vers la face supérieure, une assise de tissu en palissade à éléments souvent assez courts (fig. 9). A la nervure médiane, entourée par un endoderme formé de grosses cellules, correspond une saillie assez forte sur la face inférieure de la feuille. Les nervures secondaires que rencontre la coupe transversale sont entourées, elles aussi, d'un endoderme fort net et sont situées dans le parenchyme lacuneux, à un niveau notablement inférieur à la limite interne de l'assise en palissade. — Chez *L. striata* le tissu en palissade est sensiblement plus développé (fig. 10) : il comprend deux ou même trois assises, dont les deux premières, tout au moins, sont formées de cellules très nettement allongées. Ce développement du tissu en palissade a pour conséquence un épaississement important des parties latérales du limbe, et la saillie correspondant, sur la face inférieure, à la nervure médiane, se détache beaucoup moins nettement que chez *L. vulgaris*. Autre conséquence : les nervures secondaires occupent, dans le parenchyme lacuneux, un plan immédiatement contigu à la limite interne du tissu en palissade. — Dans le mésophylle de *L. ochroleuca*, le tissu en palissade (fig. 11) est représenté par deux ou même trois assises de cellules régulièrement rangées dans une direction perpendiculaire à la surface foliaire, mais assez courtes : c'est en somme une disposition intermédiaire entre celles qu'on observe dans les deux formes précédentes, et il en résulte, pour les parties latérales du limbe, un épaississement moindre que chez *L. striata*. Les nervures secondaires sont encore en contact avec la face profonde de la dernière de ces assises en palissade. Quant à la saillie de la nervure médiane sur la face inférieure de la feuille, elle est ici très marquée, plus marquée encore que chez *L. vulgaris*.

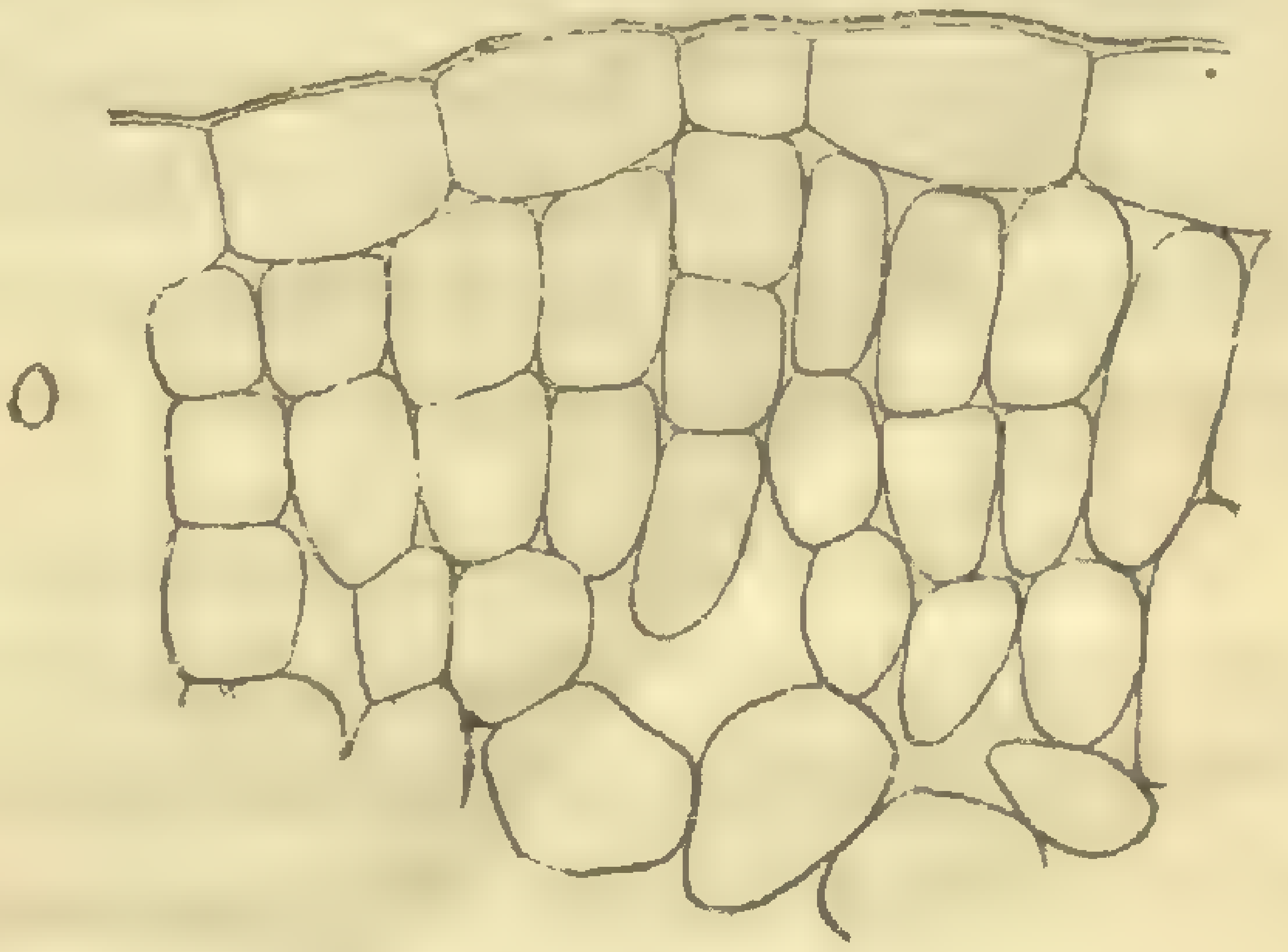


Fig. 11. — **Epiderme et tissu en palissade de** ***Linaria ochroleuca*****.** (Gr. 340).

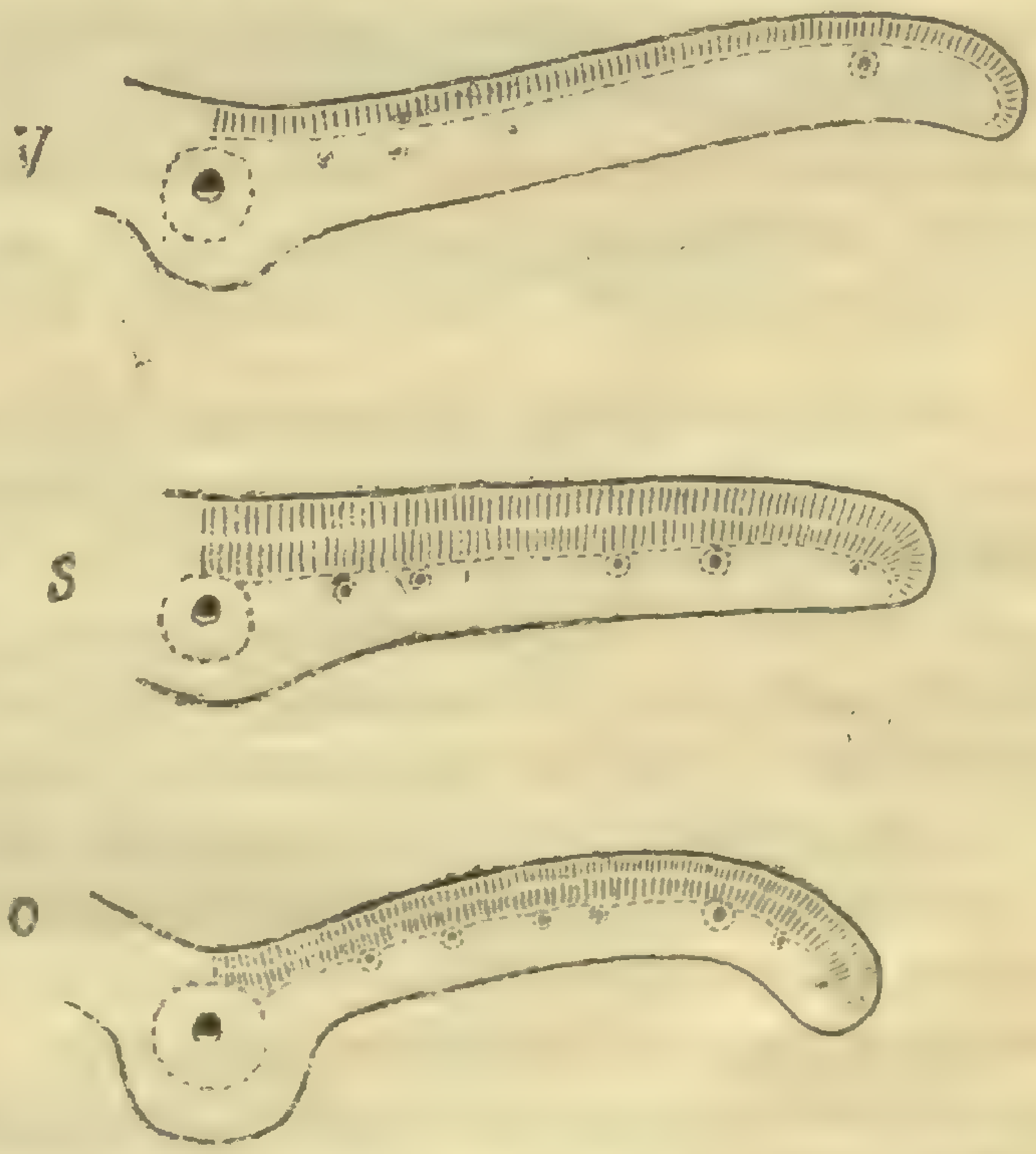


Fig. 12. — Coupes transversales schématiques du limbe de la feuille chez *Linaria vulgaris* (V), *striata* (S) et *ochroleuca* (O).

L'étude de la feuille montre donc encore, chez *L. ochroleuca*, des caractères intermédiaires entre ceux des parents présumés : l'épiderme supérieur de *L. ochroleuca* se rapproche de celui de *L. vulgaris* par les dimensions de ses cellules et tient en partie de celui de *L. striata* par la forme de leur contour ; son tissu en palissade rappelle celui de *L. vulgaris* par la brièveté de ses cellules, et celui de *L. striata* par le nombre des assises qu'elles forment.

Pédicelle floral. — Le pédicelle floral est très court chez *L. vulgaris*, long et grêle chez *L. striata* ; chez *L. ochroleuca*, dont l'inflorescence rappelle, en somme, plutôt celle de *L. striata*, le pédicelle est plus court et plus épais que dans cette espèce. On sait, d'autre part, que le pédicelle floral se distingue souvent de la tige végétative par une plus grande simplicité de structure et par un développement plus considérable de l'écorce : c'est ce qu'on peut observer, en particulier, chez les trois formes dont il est ici question. Or, quand on y étudie de plus près, par exemple à l'aide de mesures micrométriques, le développement relatif du cylindre central et de l'écorce, il semble bien que le cylindre central soit particulièrement grêle chez *L. vulgaris* (par exemple 0,45 du diamètre total du pédicelle), sensiblement plus épais chez *L. striata* (0,55), et de dimensions intermédiaires chez *L. ochroleuca* (0,48).

On voit, par ce qui précède, que l'étude anatomique de *Linaria ochroleuca* Bréb. permet de mettre en évidence dans cette forme des caractères intermédiaires entre ceux de *L. striata* DC. et de *L. vulgaris* Moench, et apporte ainsi un appui à l'opinion qui en fait un hybride entre ces deux espèces. Si tel caractère emprunté à l'un des parents, — comme, par exemple, la saillie de la nervure médiane à la face inférieure du limbe — est plus accentué encore dans l'hybride, il n'y a là rien qui doive nous surprendre : des faits de cet ordre ne sont pas rares. Il ne faut pas nous étonner davantage de la croissance vigoureuse que prend l'hybride, dont la taille paraît généralement plus haute et dont les tiges sont plus robustes et plus abondamment ramifiées que celles des parents.

RECHERCHES
SUR LA NAISSANCE DES FEUILLES
ET
SUR L'ORIGINE FOLIAIRE DE LA TIGE

par M. **Léon FLOT** (*suite*).

PREMIÈRE PARTIE

MODE DE NAISSANCE ET DÉVELOPPEMENT DES FEUILLES

A. — PLANTES A FUILLES OPPOSÉES

Les premières descriptions porteront sur des plantes à feuilles opposées : en les rédigeant, j'ai fait abstraction, comme je le disais plus haut, de toutes les théories actuelles ou anciennes sur le mode de constitution de la tige à son sommet, ainsi que sur les rapports entre la feuille et la tige. Cette manière de faire m'a obligé, sans doute, à bien des redites, mais l'inconvénient qui en résulte me semble négligeable si je considère qu'on est parfois conduit à généraliser trop facilement, sur de fausses apparences de similitude. D'ailleurs ces répétitions, nécessaires au début pour conduire le lecteur à se faire une idée précise de certains détails, disparaîtront à mesure qu'il se familiarisera davantage avec la structure du point végétatif.

J'étudierai avec plus de détail le premier exemple (Chèvrefeuille des jardins) ; nous verrons en examinant d'autres espèces à feuilles opposées, s'il est possible d'établir, pour ce type de structure, des conclusions ayant un caractère de généralité.

LONICERA CAPRIFOLIUM L. (Chèvrefeuille des jardins)

Chapitre I. — Étude de la feuille

I. Morphologie externe

Les feuilles du Chèvrefeuille sont, comme on le sait, entières, et présentent à leur base un rétrécissement pétiolaire assez court. Cette partie rétrécie présente latéralement (fig. 1) une bordure foliacée étroite (*bs*) qui va rejoindre la bordure analogue du pétiole opposé, de telle sorte que les deux feuilles d'une même paire embrassent la tige par leur base. Dans les feuilles qui avoisinent les sommités florales, la région embrassante (*bs*) présente un grand développement, mais dans les autres feuilles, elle présente une importance beaucoup moindre, et c'est uniquement de ces dernières qu'il s'agira ici.

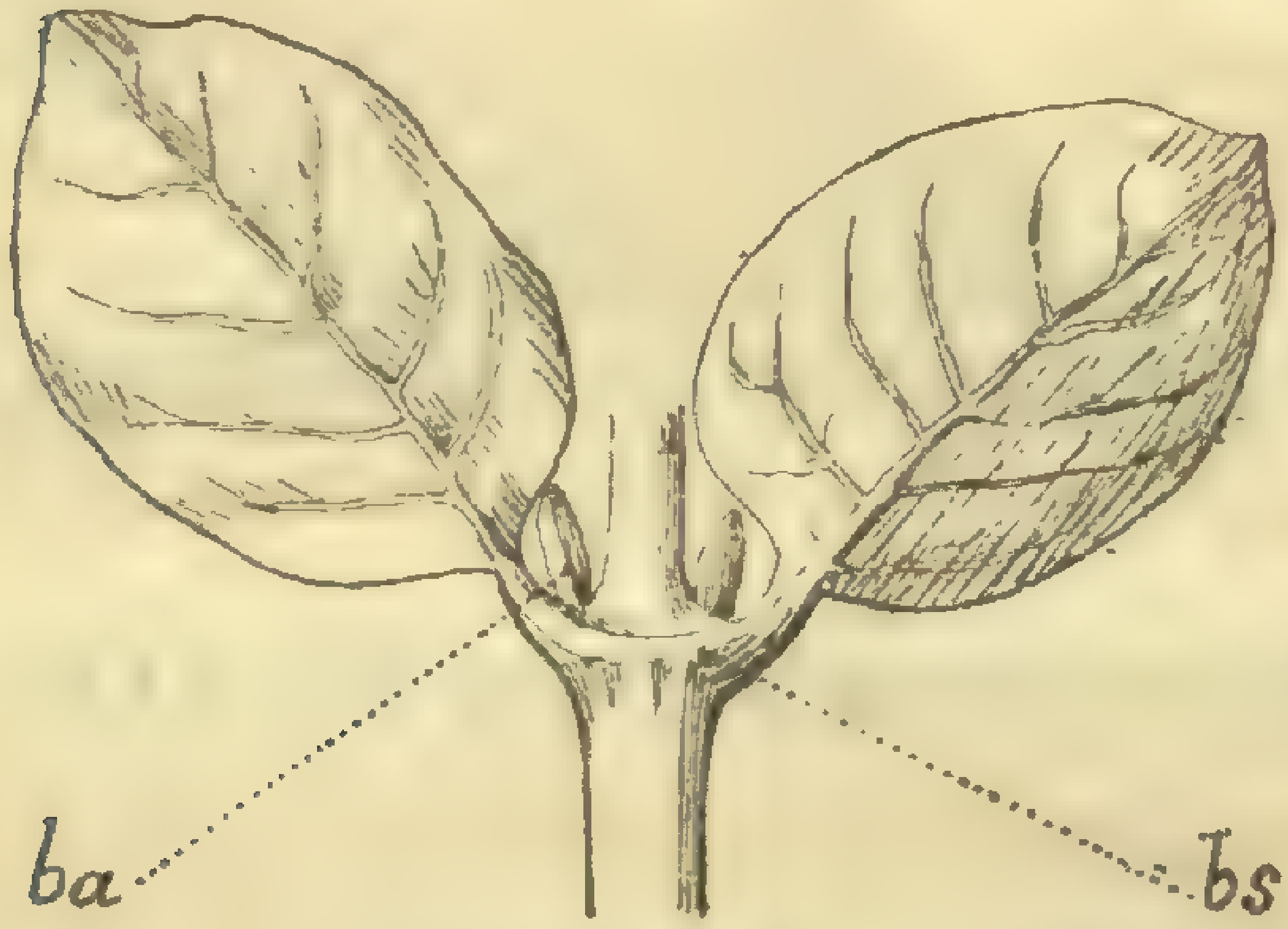


Fig. 1. — *Lonicera Caprifolium.* — Feuilles et bourgeons axillaires.

II. Coupe transversale d'une feuille

Lorsqu'on coupe transversalement une de ces feuilles vers son milieu, on aperçoit, au centre de la coupe, la section de la nervure médiane (*n*, fig. 2) prolongée à droite et à gauche par la section transversale du limbe.

Examinons la structure de ces deux régions, dans la fig. 2. La feuille représentée est encore jeune, sa longueur totale était de 16 ^{mm}.

Cependant sa nervure (côte) principale montre déjà des éléments collenchymateux fortement épaissis. Ces épaississements intéressent l'épiderme supérieur et la partie de l'épiderme inférieur qui recouvre la côte. En dedans de ces deux épidermes, plusieurs rangées de cellules ont des parois épaissies, mais l'épaisseur de leurs membranes diminue progressivement à mesure qu'on se rapproche du centre. Enfin le milieu de la coupe est occupé par un faisceau libéro-ligneux dont les éléments caractéristiques sont déjà différenciés.

Si nous examinons cette coupe avec plus d'attention, nous remarquerons que les cellules collenchymateuses supérieures *cs* sont disposées à peu près régulièrement en séries radiales. Sur les côtés, la dimension des cellules augmente peu à peu, en même temps que l'épaisseur de leurs parois diminue et enfin on voit la première assise, située sous l'épiderme, se raccorder progressivement avec le tissu en palissade (*pa*) (1).

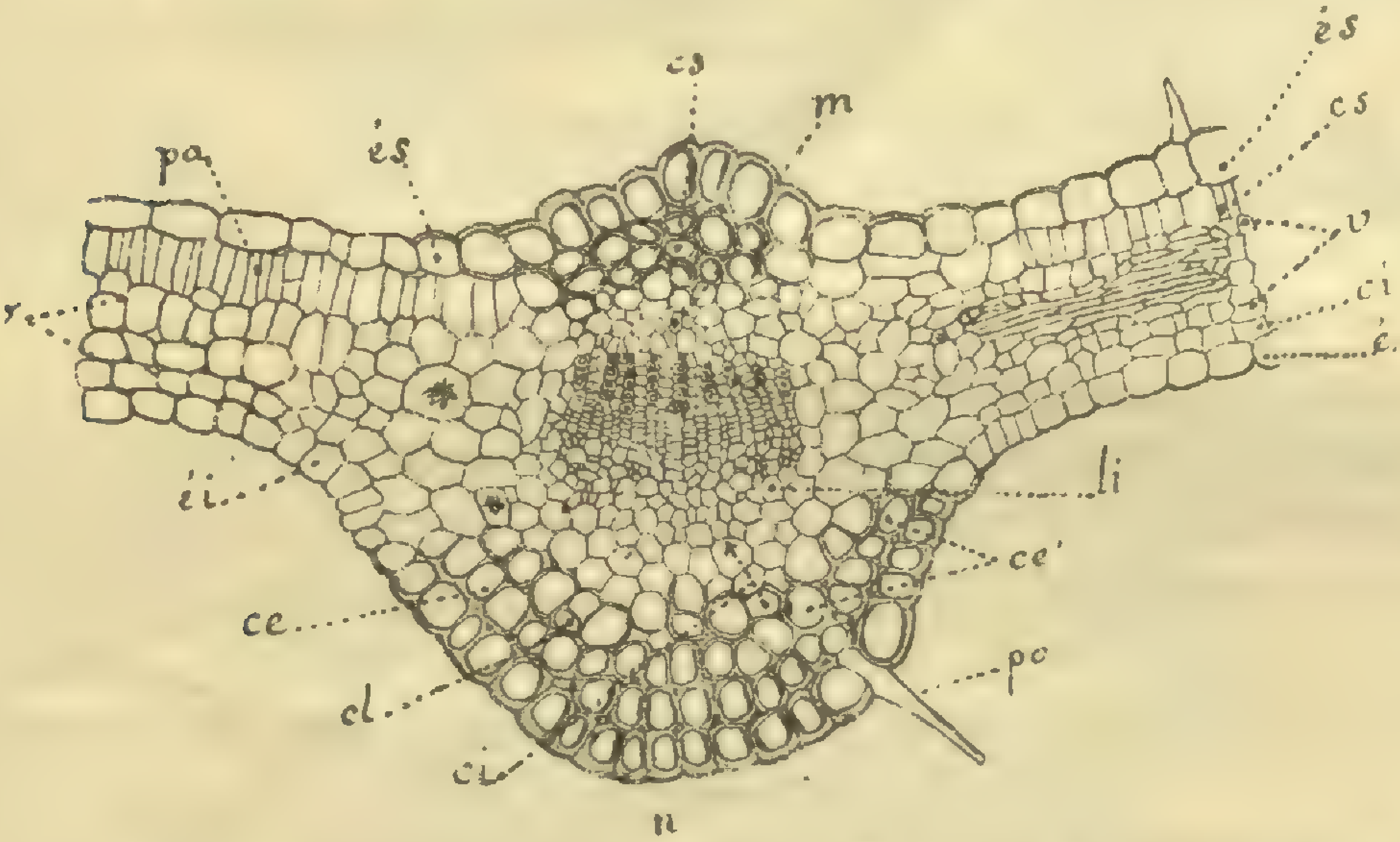


Fig. 2. — *Lonicera Caprifolium*. *és*, épiderme supérieur ; *éi*, épiderme inférieur ; *n*, côte médiane ; *po*, poil ; *ce*, *ce'*, zone corticale externe ; *ci*, zone corticale interne ; *cs*, tissu cortical supérieur ; *pa*, tissu en palissade ; *m*, moelle foliaire.

Vers le bord inférieur de la côte, si nous suivons à partir du point *ce'* la bande de cellules épaissies qui double l'épiderme, nous la voyons se diviser, entre les points *ce* et *ce'*, en deux assises fortement épaissies, mais ce dédoublement est limité à la partie médiane de la côte.

---

(1) Cette région *cs* située entre l'épiderme et le tissu vasculaire correspond à ce que l'on appelle l'*écorce* dans l'anatomie de la tige : nous l'appellerons ici tissu cortical supérieur (*cs*).

La région *ci* située entre la bande de cellules *ce*, *ce'* et le faisceau libéro-ligneux présente certains caractères qui permettent de la distinguer de façon spéciale. Les éléments sont épaissis, mais sans que cet épaississement dégénère en une sorte d'empâtement collenchymateux comme celui que l'on constate dans la bande *ce*, *ce'*. Elles sont disposées en séries radiales centripètes (*ci*) et la cellule extérieure de chaque série radiale est en alternance avec celles de la bande *ce*. Elles renferment des cellules cristalligènes, avec mâcles radiées d'oxalate de calcium.

Nous pouvons remarquer en outre que ces cellules en files radiales ne se rencontrent qu'au dos du faisceau libéro-ligneux. Sur les côtés leur nombre dans chaque file radiale va en s'atténuant et elles se raccordent avec celles de la bande collenchymateuse externe en *ce* et *ce'*. Elles constituent ce qu'on appelle la zone interne de l'écorce, ou tissu cortical interne. Les cellules *ce*, *ce'* forment la zone corticale externe.

Le système libéro-ligneux de la feuille considérée est formé par un faisceau central dans lequel les éléments libériens et ligneux sont déjà différenciés. Les limites supérieure et inférieure de cette région sont assez faciles à déterminer. Du côté libérien, on trouve un arc de cellules à parois minces, sans méats, qui s'étend entre les cellules corticales les plus internes *ci* et les îlots de liber. Les cellules externes *li*, de cet arc se distinguent facilement des cellules corticales par leurs dimensions subitement plus petites et par leur alternance avec celles de l'écorce *ci*. Elles correspondent à la région qu'on nomme *péricycle* dans l'anatomie de la tige. Du côté ligneux, les pointes vasculaires sont plongées dans un parenchyme à parois minces : les cellules de ce parenchyme *m*, étroites au voisinage des vaisseaux, vont en s'élargissant vers le bord supérieur et confinent aux cellules collenchymateuses du tissu cortical supérieur *cs*. Nous aurons à déterminer plus loin quelle est la véritable nature de ce tissu *m*.

Nous retrouvons encore du tissu vasculaire différencié sur la partie droite de la coupe, dans une région qui fait partie du limbe, et qui est marquée *v*. Elle appartient à une nervure secondaire qui, se détachant de la nervure principale un peu plus bas que la coupe considérée, parcourt obliquement le limbe. L'ensemble des tissus qui composent cette région correspond aux cellules *v* de la partie gauche et se trouve compris entre le tissu cortical supérieur *cs* et le tissu cortical inférieur *c*. Nous pouvons donc donner à l'ensemble de ces cellules *v* le nom de *méristème vasculaire*, puisque c'est à l'intérieur de la bande qu'elles forment que se développe le tissu vasculaire des nervures.

III. Coupes transversales dans des feuilles très jeunes

Premier exemple. — Pour arriver progressivement à l'étude de la toute première origine des feuilles, il nous semble utile d'examiner successivement des feuilles de plus en plus jeunes, en nous servant de coupes transversales.

Les coupes que nous allons décrire ont été pratiquées en série dans un bourgeon terminal de Chèvrefeuille. Le contenu cellulaire a été éliminé par l'eau de Javel, de sorte que les sections se présentent avec toute la netteté possible.

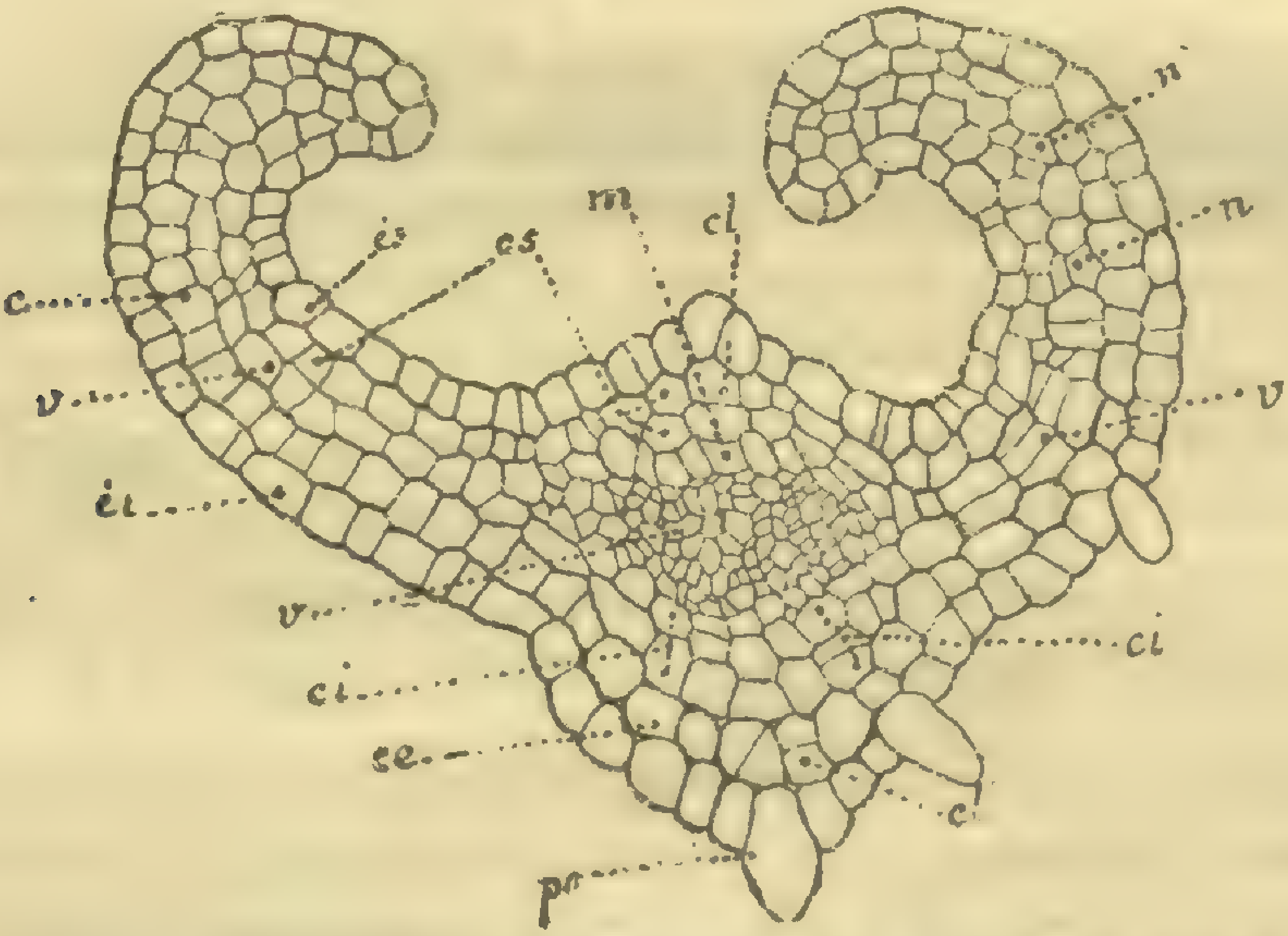


Fig. 3. — *Lonicera Caprifolium*. Jeune feuille. — *és*, épiderme supérieur ; *éi*, épiderme inférieur ; *cs*, tissu cortical supérieur ; *c*, tissu cortical inférieur ; *ce*, zone corticale externe ; *ci*, zone corticale interne ; *cl*, cloisonnements corticaux tangentiels ; *v*, méristème vasculaire ; *m*, moelle ; *n,n'*, nervures secondaires (*200*).

La très jeune feuille de la fig. 3 nous montre un épiderme simple sur tout son pourtour, avec quelques cellules allongées en poils (*po*). Cet épiderme est doublé par une assise continue de cellules *cs*, *c*. Par analogie avec les faits observés dans la précédente description, je donnerai à cette assise le nom de méristème cortical.

Elle se distingue d'ailleurs des deux assises qui lui sont l'une supérieure, l'autre inférieure, par l'alternance des cellules. En face du faisceau *v*, elle donne naissance, supérieurement, à deux assises de tissu cortical supérieur *cs* ; inférieurement, à une zone corticale interne *ci*, et à une zone corticale externe *ce*.

Sur les côtés de la feuille, à gauche, entre l'assise corticale supérieure *cs* et l'assise corticale inférieure *c*, s'étend une assise unique de cellules (*v*). C'est dans cette assise que se différencieront les ramifications du tissu vasculaire et nous voyons déjà sur quelques points, à droite, les premiers cloisonnements (*n*, *n'*) des nervures secondaires. Elle équivaut donc à l'ensemble des assises *v* de la coupe précédente (fig. 2) : c'est le méristème vasculaire.

Regardons maintenant la nervure principale. Nous la trouvons formée d'un faisceau libéro-ligneux dans lequel sont seuls différenciés quelques éléments libériens. A la partie supérieure, c'est-à-dire ligneuse, de ce faisceau, on aperçoit une assise de cellules assez grandes (*m*) située entre le bord supérieur de la région vasculaire libéro-ligneuse (*v*) et le tissu cortical supérieur (*cs*). Cette rangée de cellules (*m*) est formée d'éléments qui se distinguent des cellules ligneuses supérieures par leur diamètre plus grand, et du tissu cortical supérieur (*cs*) par leur alternance avec les cellules corticales. Elle représente l'ensemble des cellules marquées *m* dans la figure 2, et nous verrons plus loin qu'elle constitue la moelle de la feuille.

Deuxième exemple. — Nous pouvons aussi nous proposer d'étudier une série de coupes pratiquées dans une jeune feuille à des niveaux différents. La série des figures 4, 5, 6, représente une feuille très jeune observée à des distances de plus en plus grandes du sommet du limbe.

Dans la figure 4, la coupe passe tout près du sommet de la feuille : les trois régions principales sont visibles, avec une seule assise pour l'épiderme, une pour le méristème cortical *cs*, *c* ; au centre sont deux cellules recloisonnées appartenant au méristème vasculaire, *v*.

Dans la coupe suivante (fig. 5), on ne voit pas de modifications dans les deux assises externes, sinon qu'une des cellules épidermiques s'allonge pour former un poil (*po*). Mais au centre, le méristème vasculaire s'est déjà différencié en trois parties, savoir :

1° Une partie centrale *v*, dans laquelle on aperçoit trois files radiales de cellules recloisonnées : c'est la première indication de la nervure médiane. Dans la file où aboutit le trait *v*, nous trouvons quatre cellules dont la supérieure et l'inférieure constituent, comme nous le verrons plus loin avec plus de détails, le pôle ligneux et le pôle libérien du faisceau médian.

2° De chaque côté de ce groupe central, le méristème vasculaire est représenté par deux cellules *v'*, qui sont l'origine des expansions latérales du limbe.

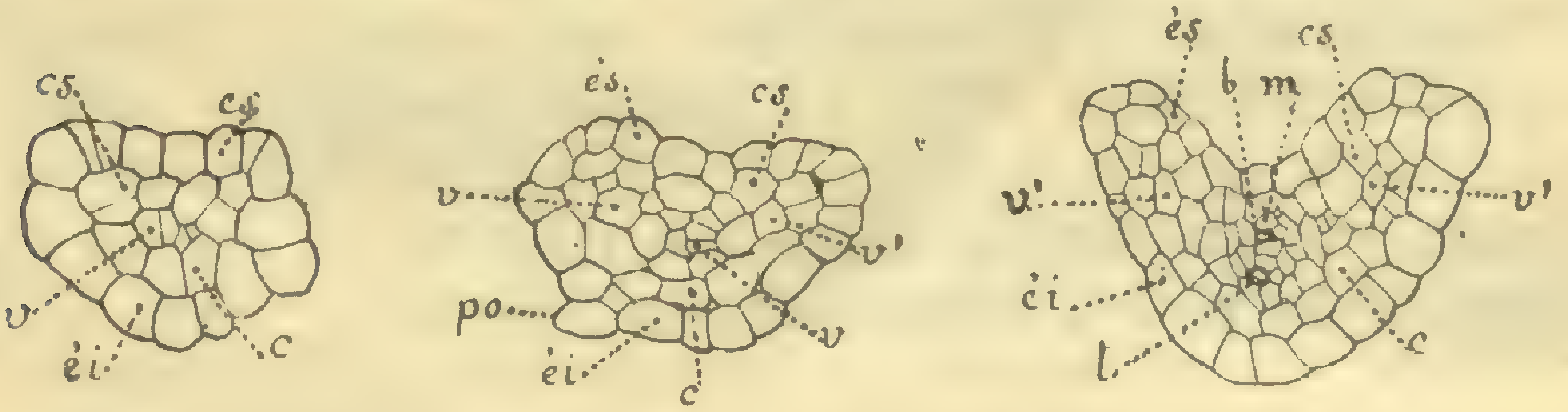


Fig. 4 **Fig. 5.** **Fig. 6.**

Fig. 4 à 6. — *LoniceraCaprifolium*. Feuille très jeune coupée à partir du sommet. — *és*, épiderme supérieur ; *éi*, épiderme inférieur ; *cs*, tissu cortical supérieur ; *c*, tissu cortical inférieur ; *v*, *v'*, méristème vasculaire ; *b*, vaisseau ligneux ; *l*, vaisseau libérien ; *m*, moelle foliaire (*200*).

Quelques coupes plus bas (fig. 6), le faisceau médian est constitué et les expansions latérales plus développées. Dans le faisceau, se voient un vaisseau libérien *l* et un vaisseau ligneux *b*, et la disposition générale des éléments vasculaires en arcs rayonnants d'un pôle vers l'autre est déjà bien marquée. En outre, il est à noter que le vaisseau libérien, comme le vaisseau ligneux, est séparé de l'écorce par une assise de cellules qui dépend du méristème vasculaire.

IV. — Étude des nervures.

Il serait possible, d'après les coupes que nous venons d'étudier, d'expliquer les rapports entre les régions méristématiques d'une très jeune feuille et celles d'une feuille adulte. Toutefois certains faits ne seraient pas encore éclairés de façon satisfaisante. Aussi nous semble-t-il nécessaire de rechercher comment se constitue une nervure.

La nervure principale d'une feuille s'édifie au moyen de nervures secondaires comme un fleuve au moyen de ses affluents. Il est donc de toute nécessité de commencer cette description par les premiers états de la différenciation si l'on veut éviter toute erreur d'interprétation dans des nervures importantes.

Origine des nervures. — A l'endroit où apparaît une nervure (*fig.* 7), une cellule du méristème vasculaire *v* se divise par une, puis par deux cloisons radiales, c'est-à-dire perpendiculaires à la surface du limbe. Il se forme ainsi trois segments. Les deux segments latéraux *a*, *a'* (fig. 9), prennent chacun une cloison, tangentielle, puis le segment médian prend simultanément deux cloisons tangentielles qui déterminent l'une le pôle libérien (*l*), l'autre le pôle ligneux (*b*) du faisceau de la nervure.

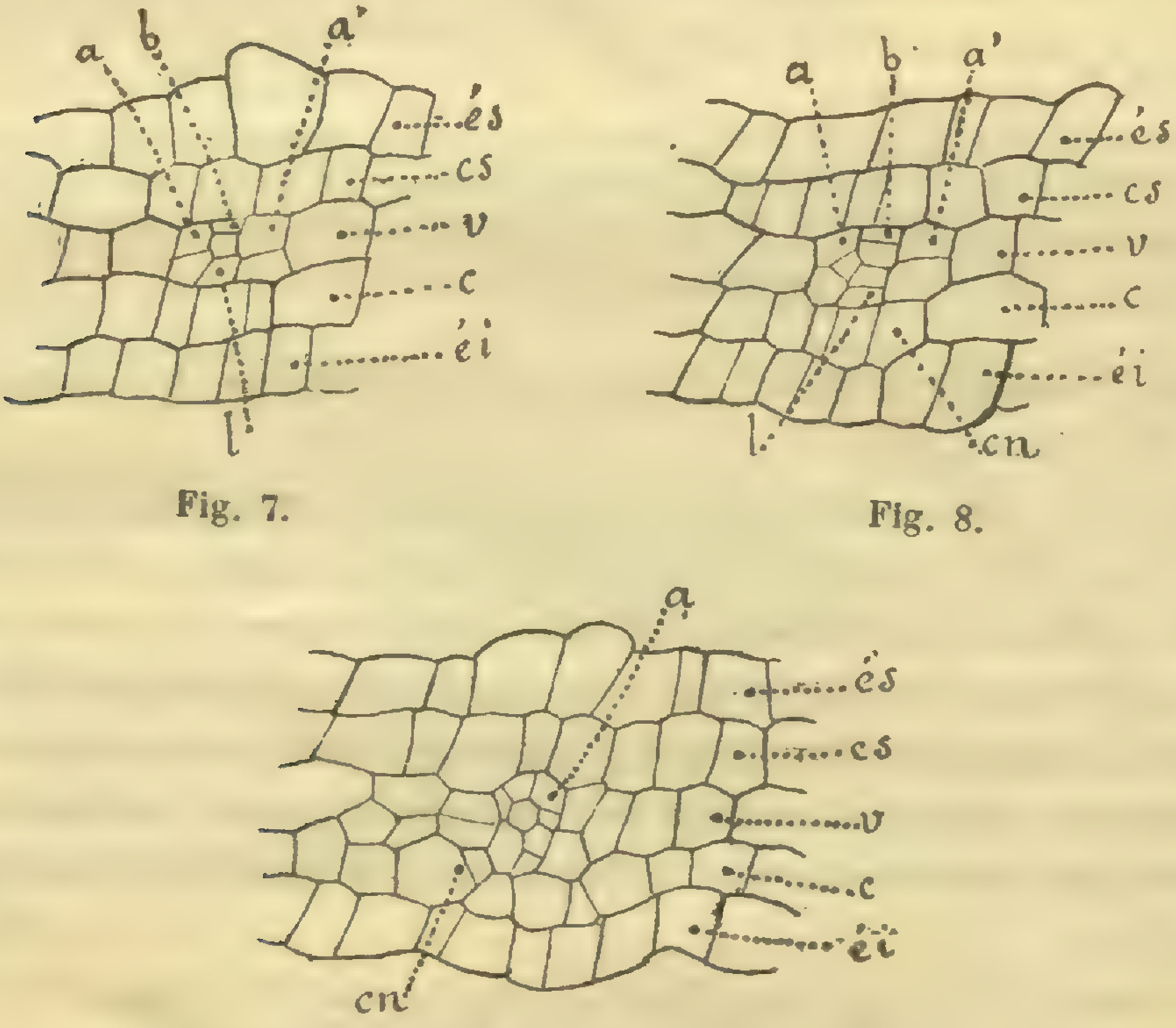


Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 7 à 9. — *Lonicera Caprifolium*. Premiers états d'une nervure. — *és*, épiderme supérieur ; *éi*, épiderme inférieur ; *cs*, tissu cortical supérieur ; *ci*, tissu cortical inférieur ; *v*, méristème vasculaire ; *b*, pôle ligneux ; *l*, pôle libérien.

Ensuite (fig. 8), les cellules vasculaires s'accroissent et de nouveaux cloisonnements en augmentent le nombre. Dans la figure 8, l'une des cellules *a* s'est cloisonnée obliquement, et une nouvelle cloison a porté à quatre le nombre des cellules de la file libéro-ligneuse primitive *l*, *b*. Au-dessous de la région libérienne *l*, les cellules du méristème cortical inférieur *c* sont repoussées en dehors, en raison de l'augmentation survenue dans l'épaisseur de la nervure. Par suite, celles de l'épiderme sont également soulevées et l'on aperçoit, au-dessous de *cn*, un léger bombement qui est la première indication de la côte produite par la nervure.

Dans la coupe suivante, on observe encore une augmentation dans le nombre des cellules du faisceau, bien que les pôles soient moins distincts que précédemment. Mais le bombement de l'épiderme et du méristème cortical inférieur est plus accentué et une cellule de ce méristème a pris une cloison tangentielle, en *cn* (fig. 9).

A mesure que se développe le faisceau, et que par suite sa surface s'étend, on constate que les cellules du méristème cortical se dédoublent peu à peu, aussi bien sur la face supérieure, *cs* (fig. 10), que sur la face inférieure *c*. Toutefois c'est sur la face inférieure que le phénomène a le plus d'importance. Aussi, en examinant cette nervure secondaire vers sa base, nous la trouvons composée d'un faisceau libéro-ligneux, dont les cellules sont groupées en arcs convergents vers les pôles libérien (*l*) et ligneux (*b*). Au-dessus et au-dessous du faisceau, les cellules du méristème cortical ont formé un arc dédoublé par une file de cloisons tangentielles. Ce dédoublement s'étend entre les cellules *cs*, *cs'* pour la face supé-

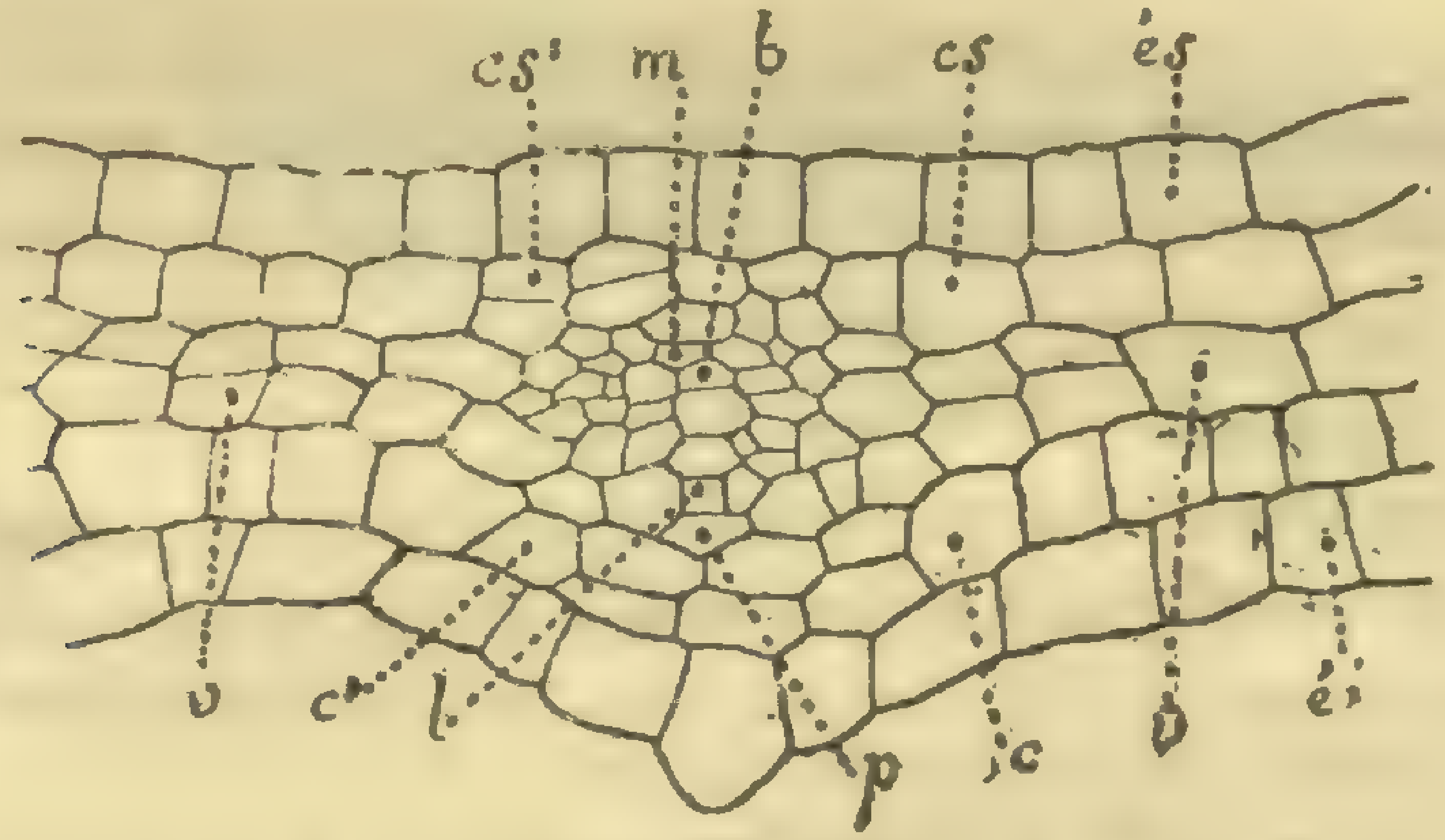


Fig. 10. — *Lonicera Caprifolium*. Nervure. — *és*, épiderme supérieur; *éi*, épiderme inférieur; *cs*, *cs'*, tissu cortical supérieur; *c*, *c'*, tissu cortical inférieur; *v*, *v'*, méristème vasculaire; *b*, pôle ligneux de la nervure; *l*, son pôle libérien; *m*, moelle; *p*, péricycle (*400*).

rieure ; entre les cellules *c*, *c'* pour la face inférieure. Du côté inférieur les choses sont plus nettement accusées que de l'autre.

Entre les cellules *b* du pôle ligneux et le tissu cortical supérieur, il reste une assise de cellules *m*, qui provient du méristème vasculaire primitif ; nous observons de même une cellule *p*, issue du méristème vasculaire, entre le pôle libérien *l*, et le méristème cortical inférieur dédoublé.

A ce stade, les cellules *m* constituent la moelle de la nervure, et les cellules *p* son péricycle.

Ces exemples suffisent à nous faire connaître le mode de naissance et de développement d'une nervure secondaire. On peut les résumer ainsi :

1° Dédoublement radial d'une cellule du méristème vasculaire.

2° Apparition, par cloisonnement tangentiel, des pôles libérien et ligneux du faisceau dans le segment médian du méristème vasculaire.

3° Augmentation successive du nombre des éléments libéroligneux ; par suite de cet accroissement radial, les assises hypodermiques et épidermiques sont soulevées. Ce soulèvement est beaucoup plus accentué sur la face dorsale.

4° Dédoublement des deux assises corticales supérieure et inférieure. Ce dédoublement reste limité à l'arc de cellules recouvrant la nervure.

Nervure principale. — Dans une nervure principale, les choses se passent, au début, de la même façon que dans une nervure secondaire, et d'ailleurs il n'y a jamais d'autre différence, entre ces deux sortes de nervures, qu'une question de plus ou de moins. Nous avons déjà étudié plus haut la nervure principale d'une très jeune feuille coupée près du sommet (fig. 3). Nous n'y reviendrons donc pas ; nous nous contenterons de montrer, comme suite à la fig. 6, une nervure principale à un stade plus avancé.

Nous jetterons d'abord un coup-d'œil sur la fig. 11. Elle représente une coupe de la série à laquelle appartenait la feuille qui a fourni les figures 4, 5, 6, et a été choisie pour montrer le dédoublement de l'assise corticale, au dos de la nervure médiane. Ce dédoublement s'étend entre les cellules *c2* et *c'2* et intéresse quatre cellules. Nous noterons que, dans les cellules corticales ainsi dédoublées le segment interne est le siège d'une croissance beaucoup plus grande que dans le segment externe. Et cette croissance a surtout pour effet d'allonger chaque cellule interne dans le sens radial. Par contre, dans le segment externe on remarque un dédoublement tangentiel en *c3* par apparition d'une cloison radiale.

L'assise corticale supérieure ne présente de cloison tangentielle qu'au point *cs'*.

Le dédoublement que nous venons de constater dans l'assise corticale inférieure nous permet de mieux comprendre comment s'est formée l'écorce dans la coupe de la fig. 3, qui représente une feuille un peu plus développée de la même série. Revenons donc à cette figure. Au centre est le faisceau libéro-ligneux *v* de la nervure principale. Au dos de ce faisceau, on voit un tissu *ci* formé de cellules en files radiales sur deux ou trois rangs d'épaisseur. En dehors de ce tissu *ci*, il n'existe plus sous l'épiderme qu'une assise de cellules *ce*, dont une seule est dédoublée en *cl*. Or jusqu'ici, dans toutes les nervures étudiées (fig. 7, 8, 9, 10), nous avons vu que l'arc dorsal des cellules corticales se dédoublait sur toute la partie correspondant au faisceau. Quel rapport y a-t-il entre l'arc cortical

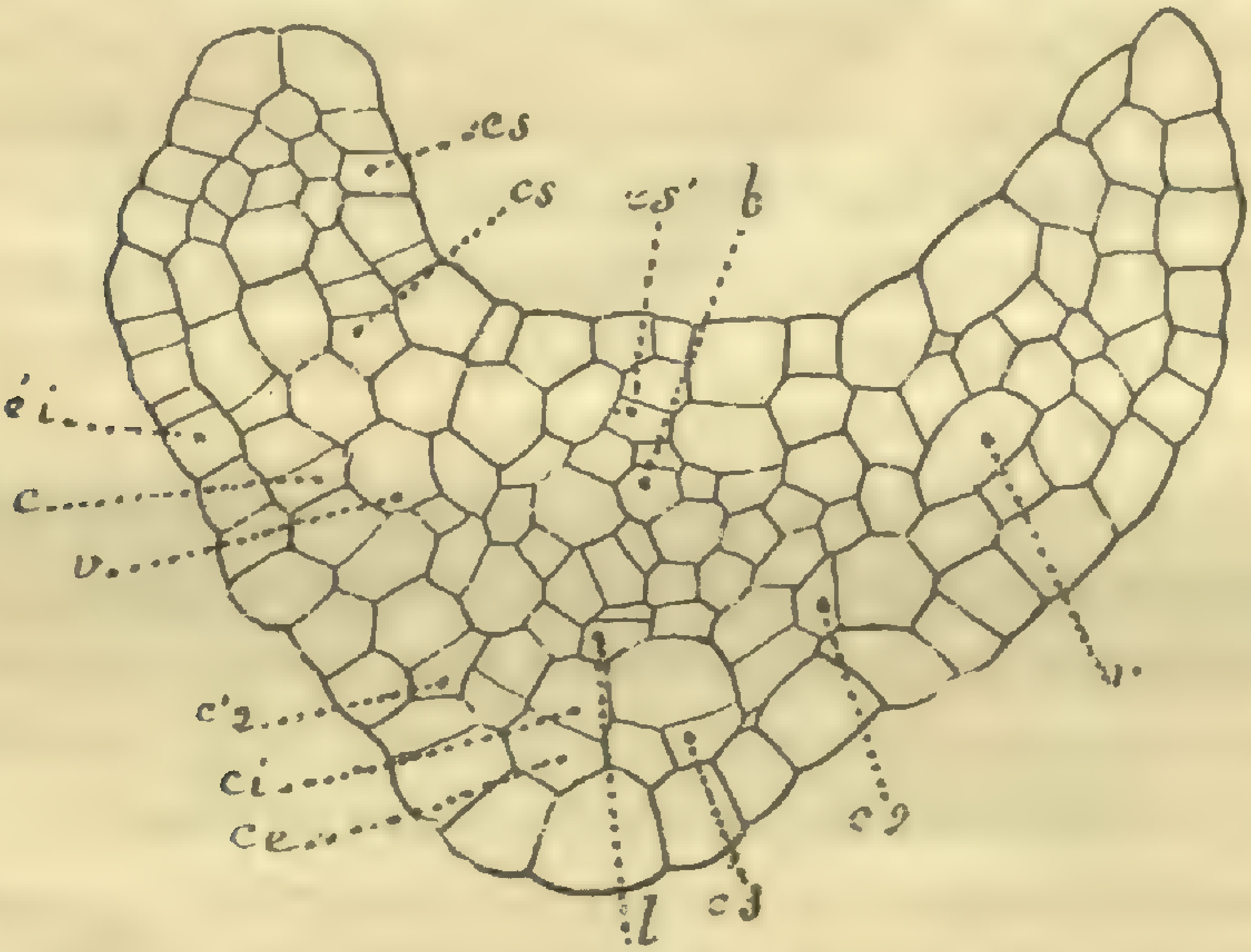


Fig. 11. — *Lonicera Caprifolium*. Jeune feuille. — *és*, épiderme supérieur; *éi*, épiderme inférieur; *cs*, tissu cortical supérieur; *c*, tissu cortical inférieur; *c2*, *c'2*, *c3*, arc cortical inférieur dédoublé; *cs'*, cellule corticale dédoublée; *mv*, méristème vasculaire; *b*, vaisseau ligneux; *l*, vaisseau libérien; *ci*, l'une des cellules d'où proviendra la zone interne de l'écorce; *ce*, l'un des segments d'où proviendra la zone corticale externe.

dédoublé de la fig. 11 et l'ensemble des cellules corticales *ce*, *ci*, de la fig. 3.

La comparaison des figures 11 et 3 nous permet de répondre à cette question, sans qu'il soit nécessaire de reproduire toutes les coupes intermédiaires entre ces deux structures. Les deux segments d'une cellule corticale *ci*, *ce* (fig. 11), par exemple, s'accroissent de façon différente. Le segment interne croît en direction radiale, et se dédouble rapidement, par l'apparition de cloisons tangentielles centripètes, en une file radiale comme l'une de celles qui sont marquées *ci*, fig. 2 et 3. Par suite de cette croissance rapide, les segments extérieurs de l'assise corticale *ce*, ainsi que l'épiderme, sont repoussés en dehors et donnent naissance à la côte de la feuille. Pour suivre ce mouvement, ils prennent des cloisons radiales, dont nous trouvons la première en *c*3 (fig. 11), ce qui multiplie le nombre de leurs éléments en direction tangentielle.

Il résulte de ce fait un déplacement des segments intérieurs *ci* par rapport aux segments extérieurs *ce*, de sorte que les segments extérieurs de l'assise *ci*, qui primitivement étaient en concordance et en continuité avec les segments de l'assise *ce*, comme moitiés de cellules, se trouvent peu à peu en alternance avec eux. Dans la fig. 3, on trouve encore la concordance sur certains points, en *ci*, par exemple ; mais dans la partie médiane de la côte, où la croissance radiale atteint son maximum, la discordance est déjà visible, au dessus de *cl*, et elle ne fait que s'accroître par la suite.

A mesure que la différenciation progresse, la différence entre ces deux parties d'une région primitivement unique continue à s'accentuer : la partie interne *ci* s'accroissant en files radiales, la partie externe *ce*, augmentant son épaisseur par des arcs dorsaux, issus de cloisonnements tangentiels. De là naissent les deux régions que nous avons observées au début, dans la feuille de la fig. 2. La région *ci* devient la zone interne de l'écorce ; la région *ce* donne la zone externe de l'écorce.

Quant au tissu cortical supérieur, nous voyons (fig. 11 et 3) qu'il est dû au dédoublement de l'assise corticale *cs*, mais la feuille plus développée (fig. 2), montre que les cellules provenant de ce dédoublement ainsi que des dédoublements ultérieurs sont restées semblables entre elles et groupées à peu près en files radiales.

L'examen des figures 2, 3, 11 nous montre encore que la différenciation du méristème cortical et ses dédoublements successifs n'ont lieu qu'au dessus et au-dessous du faisceau de la nervure. Dans les parties comprises entre les nervures, le tissu cortical reste assez longtemps simple, mais celui de la face supérieure différencie ses éléments en cellules palissadiques, comme on le voit dans la feuille de la fig. 2.

V. Coupe longitudinale dans une feuille.

Voyons maintenant quelle est, dans une coupe longitudinale de feuille, la disposition des diverses régions que nous venons de reconnaître dans les coupes transversales.

Pour l'observer dans des conditions rigoureuses d'exactitude, il faut avoir sous les yeux une coupe exactement médiane jusqu'au sommet. D'autre part, il faut s'adresser à des feuilles suffisamment jeunes pour que les rapports d'origine ou de continuité entre les divers tissus puissent être constatés et suivis avec sûreté. Or la jeune feuille est peu développée en largeur, et vers son sommet, elle est souvent réduite, à peu près, à sa nervure médiane. Il importe donc de pratiquer de bonnes séries pour pouvoir déterminer celles des coupes qui rempliront les conditions requises. Le nombre en est d'ailleurs très réduit. Ainsi, dans telle série où le nombre des coupes intéressant le point végétatif s'élève jusqu'à plus de cent, je n'ai rencontré que deux coupes contenant l'extrême sommet du limbe.

La feuille représentée fig. 12 et 13 est la troisième, c'est-à-dire, qu'au-dessus d'elle, on ne rencontre sur la même génératrice que la première ébauche foliaire avoisinant le point végétatif. Elle est donc très jeune, mais cette condition est encore rendue nécessaire par le fait que les feuilles du Chèvrefeuille se recourbent à leur extrémité pour se loger dans l'espace libre du bourgeon terminal. Si l'on s'adressait à une feuille trop âgée, il ne serait plus possible de l'étudier commodément jusqu'au sommet.

La face supérieure de cette feuille est tournée vers la droite. Son extrémité montre l'épiderme *é*, sous lequel sont logées les cellules terminales de l'assise corticale *cs*, *c*. A une très petite distance du sommet, les cellules corticales sont séparées l'une de l'autre par une cellule cloisonnée longitudinalement *v* : c'est la cellule terminale *v* du méristème vasculaire.

Au dessous, les cellules de l'assise corticale inférieure *c* sont déjà cloisonnées tangentiellement, et donnent deux séries de segments *ce*, *ci*. L'assise corticale supérieure est encore simple à ce niveau, mais en *cs 2*, elle se dédouble par une cloison tangentielle que l'on suit jusqu'au bas de la portion de la feuille figurée à gauche (fig. 12).

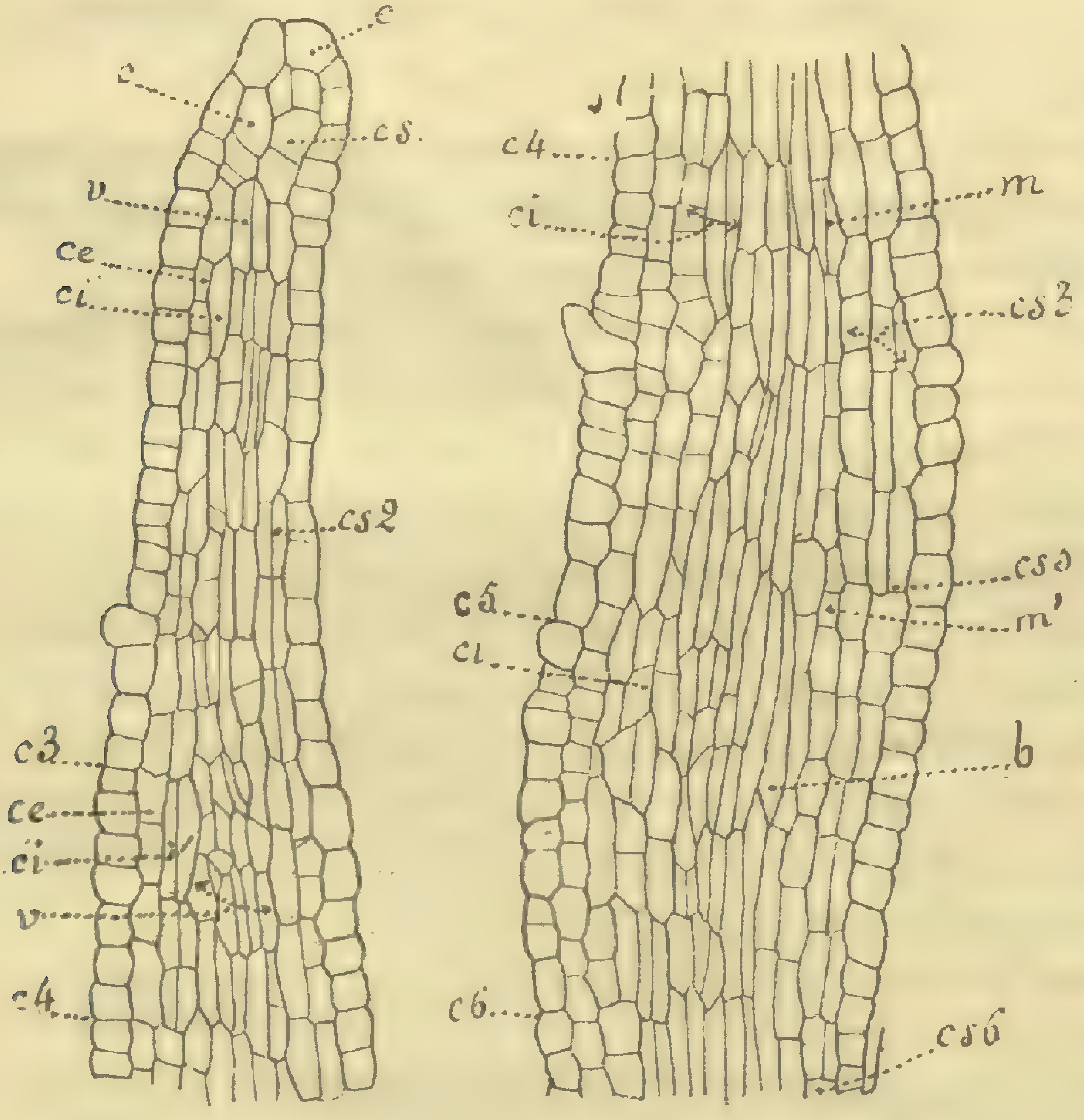


Fig. 12. Fig. 13.

Fig. 12 et 13. — *Lonicera Caprifolium*. Coupe longitudinale d'une jeune feuille. — *é*, épiderme ; *cs*, *cs2*, *cs3*, *cs4*, *cs5*, méristème cortical supérieur ; *c*, initiales du méristème cortical ; *ce*, zone corticale externe ; *ci*, zone corticale interne ; *b*, vaisseau ligneux ; *m*, *m'*, moelle. L'aisselle de cette feuille est près de *cs6*.

Vers la face foliaire inférieure, le méristème cortical reste dédoublé jusqu'en *c3*. A partir de ce point, son assise interne *ci* subit un nouveau dédoublement, qui porte à trois le nombre des assises corticales.

De plus, une différenciation s'établit entre les cellules de l'assise corticale extérieure et celles des assises internes. Jusqu'à ce point *c3*, les deux segments issus du dédoublement d'une cellule corticale étaient égaux, mais au-dessous de *c4*, les cellules de l'assise externe *ce* sont isodiamétriques, tandis que celles des assises *ci* sont allongées. C'est la première différenciation entre la zone externe *ce* et la zone interne *ci* de l'écorce,

Par suite de la difficulté de représenter la feuille dans son ensemble, j'ai dû en faire deux dessins. La seconde partie de la figure est la suite de la première, et le point de repère *c4*, qui désigne un même niveau dans les deux parties, permet de les raccorder facilement.

Au-dessous de *c4*, les cellules *ci* changent un peu d'aspect, par suite de l'insertion d'une nervure secondaire dans le voisinage ; mais leurs rapports avec les cellules voisines ne s'en trouvent pas modifiés. Un peu plus bas, elles reprennent leur forme allongée, tandis que celles de l'assise *ce* demeurent isodiamétriques.

En *c5*, un nouveau dédoublement augmente d'une unité le nombre des assises *ci* ; puis elles se prolongent avec la même épaisseur jusqu'en *c6*, où leur nombre se réduit. Ce point *c6* se trouve à peu près au niveau de l'aisselle de la feuille.

Vers la face supérieure, le méristème cortical était encore, au niveau *c4*, composé des deux assises qu'il possédait depuis *cs2*; mais, un peu plus bas que *c4*, en *cs3*, son assise externe se dédouble sur le trajet de trois cellules. Puis, en *cs5*, ce nouveau cloisonnement s'étant arrêté, le nombre des assises est réduit à deux, que l'on suit jusqu'au bas de la feuille. Un peu au-dessus de l'aisselle foliaire, en *cs6*, les deux assises se réduisent à une seule.

Pendant que ces divers dédoublements affectaient les cellules issues de l'assise corticale, le méristème vasculaire *v* augmentait peu à peu le nombre de ses éléments, par voie de division longitudinale. Au point *m*, au-dessous de *c4*, son assise supérieure se dédouble et isole une série de segments *m* que l'on peut suivre depuis ce point *m* jusqu'en bas de la feuille. Au niveau de *cs5*, il s'en produit une nouvelle assise, par division centripète (*m'*). Ces deux assises se continuent jusqu'au dessous de l'aisselle foliaire où elles se raccordent avec les cellules de la moelle. Nous pouvons donc considérer ces cellules, que nous avons désignées jusqu'ici par la lettre *m* (fig. 2, 3, 6, 8), comme formant la moelle de la feuille.

Cette dénomination est encore justifiée par la position de ces cellules par rapport aux éléments ligneux, ainsi que par leur forme.

Quant aux éléments ligneux ou libériens, ils ne sont pas encore bien profondément différenciés dans cette coupe. Cependant, on voit en *b* la première indication d'un vaisseau ligneux, formé par deux longues cellules, qui se raccordent en bec de flûte. Dans des coupes voisines, appartenant à la même feuille, on peut déjà observer des vaisseaux spiralés, situés à la même hauteur que le vaisseau *b*. Nous remarquerons que ces vaisseaux sont isolés de ceux que l'on rencontre plus bas dans la plante. Nous en pouvons donc conclure que c'est à partir de ce point *b* que se fera le raccordement du faisceau de la feuille avec le reste du système vasculaire (Pl. 2).

VI. — Résumé de la Structure d'une feuille.

En comparant entre elles les coupes longitudinales et transversales qui précèdent, nous pouvons déjà nous faire une idée de la façon dont se développent et se groupent les différents tissus de la feuille dans le Chèvrefeuille.

1. Nous constatons d'abord que le méristème épidermique ne produit que l'épiderme, limité à une seule assise de cellules, dont quelques-unes se prolongent en poils.

2. Sous l'épiderme est située l'assise corticale. Elle joue dans la feuille un rôle très important :

a. Entre les nervures, elle se différencie à la face supérieure en parenchyme palissadique ; à la face inférieure, elle forme du parenchyme lacuneux.

b. En face des nervures, elle se différencie de deux manières, selon qu'il s'agit de la face supérieure ou de la face inférieure :

A la face supérieure, elle produit un nombre plus ou moins grand d'assises de parenchyme, disposées d'abord en files radiales le devenant en général collenchymateuses. Ces assises se développent en direction centrifuge. L'ensemble de ces assises forme à la face supérieure de la nervure une région corticale, qui est et *tissu cortical supérieur.*

A la face inférieure, l'assise corticale primitive se dédouble d'abord en deux assises. L'assise externe conserve pendant longtemps ses cellules isodiamétriques; plus tard elle peut se dédoubler en direction centrifuge, et devient collenchymateuse. L'assise interne se distingue de la précédente par ses éléments plus allongés, disposés en séries radiales. L'ensemble de ces assises forme à la face inférieure de la nervure une région corticale, dans laquelle on doit distinguer deux parties : la *zone externe* et la *zone interne*.

3. Entre l'assise corticale supérieure et l'assise corticale inférieure s'étend le *méristème vasculaire* formé primitivement d'une seule assise de cellules. C'est à l'intérieur de cette assise que se différencient les faisceaux libéro-ligneux des nervures. Cette différenciation est accompagnée d'un dédoublement dans la partie correspondante des deux assises corticales.

Le premier vaisseau libérien et le premier vaisseau ligneux ne naissent pas au bord même de l'assise corticale. Ils en sont toujours séparés par une cellule au moins de parenchyme vasculaire. Cette cellule est l'origine du *péricycle* pour la région libérienne; du côté du bois, elle donne naissance à la *moelle*.

(*A suivre*).

REVUE DES TRAVAUX D'ANATOMIE

PARUS DE 1897 A 1902 (*Suite*).

Gr. **Chester** (1) recherche les stomates sur les pièces florales. Il n'en existe pas sur les feuilles des périanthes tendres et éphémères. Fréquemment les stomates floraux sont irréguliers et toujours clos (corolle surtout) ; la structure montre que les cellules stomatiques sont incapables de mouvements (Tulipe). Mais souvent aussi, notamment sur les pétales épais et lacuneux, les stomates sont ouverts. Ces derniers peuvent être incapables de se fermer (*Convallaria*, *Fritillaria*) ou avoir un jeu régulier. Sur la face interne du périanthe de *Lilium longiflorum* et *L. testaceum*, les stomates restent ouverts dans le bourgeon floral tant que la lumière n'arrive pas jusqu'à eux. Comme on y voit des gouttes d'eau, l'auteur pense que ces stomates servent à l'émission d'un liquide, mais ne peut pas l'affirmer, ces organes délicats étant peu favorables à l'expérimentation à l'aide d'une pression mercurielle. Chez *Lilium bulbiferum*, les stomates fonctionnent normalement, se fermant à l'obscurité et s'ouvrant à la lumière, ainsi que ceux de beaucoup d'autres corolles. Sur les anthères, on trouve souvent des stomates ouverts et la plupart du temps, leur fermeture est presque impossible.

Arcangeli (2) trouve peu convaincantes les expériences de Chester destinées à établir que les stomates ordinaires fonctionnent dans les fleurs comme organes aquifères. Pour lui ces organes sont nécessaires pour la respiration, pour la régularisation de la température, pour l'élaboration des substances utiles à la mâturation du fruit, pour la diffusion dans l'air des substances odorantes.

Antony (3) s'occupe de la répartition des stomates dans les fleurs. Chez plusieurs Narcisses, les stomates existent sur la couronne, le périanthe, le connectif, les anthères. Chez *Galanthus nivalis*, il y en a sur la face supérieure seule des trois pièces externes du périanthe, chez *Cheiranthus Cheiri* sur la face externe seule des pétales, chez *Crocus vernus* sur les anthères, chez *Anemone coronaria* var. *purpurea* sur le côté externe du périanthe et sur les anthères. Il en existe à l'intérieur de la spathe d'*Arum italicum* et de *Calla ethiopica*, où ils sont normaux, tandis que ceux d'*Arisarum*, signalés par Arcangeli, sont incapables de se fermer.

---

(1) Grace Chester : *Bau und Funktion der Spaltöffnungen auf Blumenblättern und Antheren* (Ber. deutch. bot. Ges., t. 15, 1897).

(2) Arcangeli : *Sulla struttura e funzione degli stomi nelle appendici perigoniali e nelle antere del Sign. Chester* (Bull. Soc. bot. Ital., 1898).

(3) Antony : *Sulla stuttura, etc.* (Bull. Soc. bot. Ital., 1898).

Lenticelles. — **Matteucci** (1) examine les coussinets de liège, signalés par Guettard dès 1734, sur les feuilles chez des Broméliacées, Amaryllidacées, Liliacées, Crassulacées, Myrtacées, Cactées. Borzi (1886) les a considérés comme des lenticelles. Matteucci déclare qu'on ne peut l'affirmer d'après de simples études anatomiques.

La cause qui détermine la prolifération cellulaire des lenticelles est, d'après **Tubœuf** (2), l'humidité. La prolifération se poursuit tant qu'elle n'est pas empêchée par la sécheresse de l'air.

Quand on cultive des *Phœnix* dans l'eau, il se produit sur les racines des sortes de pneumathodes, que **Wieler** (3) considère comme provenant de blessures de l'épiderme dues à l'intensité de la croissance longitudinale. Ce ne sont pas des organes respiratoires, mais des tissus de fermeture des blessures. On observe les mêmes faits chez *Fagus*, *Quercus*, etc. cultivés dans l'eau.

Costerus (1875) a décrit des lenticelles sur des racines de Monocotylédones : *Philodendron*, *Tornelia*, *Anthurium* (Aroidées), Müller sur des tiges de *Dracœna*. **Weisse** (4) confirme leur existence chez ces plantes. Pour lui il n'existe de véritables lenticelles chez les Monocotylédones que sur les Aroidées, les Liliacées arborescentes et les Dioscorées. Les organes décrits par Scott et Brebner (1893) chez des Iridées (*Aristea*, *Klattia*) sont des crevasses poreuses du périderme. Il n'existe pas de lenticelles chez les Palmiers et les Pandanées. Les lenticelles peuvent d'ailleurs être remplacées, là ou elles manquent, par des plages poreuses (*Yucca*, *Cordyline*, *Iris*).

Dans un long mémoire sur les lenticelles, **Devaux** (5) étudie d'abord la répartition de ces organes chez les plantes vasculaires. On a trouvé des lenticelles dans tous les grands groupes, cependant d'une manière générale elles ne se produisent que là où existent des formations secondaires. Chez les Gymnospermes, elles sont tardives, inconstantes et souvent peu visibles ; *Ephedra distachya* n'en présente que sur les parties souterraines. Chez les Dicotylédones ligneuses de nos pays, elles ne manquent guère qu'à *Clematis*, *Rubus* et *Vitis*. Sur les écorces fendillées, elles sont souvent localisées dans les crevasses. Les parties aériennes des Dicotylédones herbacées en sont habituellement dépourvues ; mais on en trouve près de la base des tiges volumineuses ; elles ne semblent pas y être constantes : certaines tiges jeunes en sont munies, d'autres plus âgées de la même espèce n'en ont pas. Les lenticelles sont plus fréquentes et plus nombreuses sur les racines.

---

(1) Matteucci : *Contributo allo studio delle plaghe sugherose nelle piante* (N. Giorn. bot. Ital., 1897).

(2) Tubœuf : *Ueber Lenticellenwucherungen (Aërenchym) an Holzgewächsen* (Forst. naturw. Zeitschr., 1898).

(3) Wieler : *Die Funktion der Pneumathoden und des Aërenchyms* (Jahrb. wiss. Bot., t. 32, 1898).

(4) Weisse : *Ueber Lenticellen und verwandte Durchlüftungseinrichtungen bei Monocotyledonen* (Ber. deutsch bot. Ges., t. 15, 1897).

(5) Devaux : *Rech. sur les lenticelles* (Ann. sc. nat. Bot., 8e S., t. 12, 1901).

Devaux distingue, au point de vue de la structure, deux types de lenticelles : 1° il existe des couches subérisées, formées d'un petit nombre d'assises (souvent une seule) de cellules intimement unies, à méats nuls ou très petits ; ce sont les *couches de fermeture*, entre lesquelles sont intercalées des assises de cellules arrondies, à larges méats, sans subérisation, constituant les *cellules comblantes* ou de remplissage de Stahl ; 2° les cellules subérifiées sont arrondies et laissent entre elles de grands méats ; ce tissu qui constitue alors la presque totalité de la lenticelle, ressemble beaucoup moins à du liège qu'au tissu de remplissage, mais il est subérisé. Dans les deux types de lenticelles, on trouve, au-dessous, un phelloderme, plus épais que dans le périderme voisin et dont les cellules arrondies, à méats bien visibles, renferment de l'amidon et souvent aussi de la chlorophylle. La *couche génératrice* ou de rajeunissement, située entre le phelloderme et les tissus décrits d'abord, est peu distincte ; la région qui se cloisonne comprend d'ailleurs parfois le phelloderme tout entier.

La couche génératrice se déplace souvent vers l'intérieur. Au cours de l'évolution de la lenticelle, les couches de fermeture et de remplissage se rompent et s'écartent, formant ainsi les deux lèvres de l'organe. Il existe une relation entre le mode de rupture (totale ou partielle, brusque ou progressive) et la marche de la subérisation.

De Candolle avait autrefois cherché à établir une liaison entre la naissance des racines adventives et les lenticelles. Hugo Mohl et d'autres observateurs ont fait abandonner cette manière de voir. Devaux montre que cette relation existe. L'apparition des lenticelles près de l'insertion des jeunes radicelles est une règle générale. Toutes les fois qu'il existe des stomates, il tend à se produire une lenticelle au-dessous ; dans certaines tiges sans stomates, il apparaît après la chute de la feuille des lenticelles tardives près du bourgeon. L'auteur distingue des lenticelles primaires nées de bonne heure dans l'écorce, plus rarement dans le péricycle, en un point qui est déterminé par un organe (stomate, racine, bourgeon) et des lenticelles secondaires, se formant tardivement en un point quelconque aux dépens des tissus secondaires, périderme ou liber secondaire.

La seconde partie du mémoire de Devaux est consacrée à la physiologie de la lenticelle. Cet organe est poreux, mais les couches subérisées sont bien moins perméables que les autres tissus et peuvent constituer une fermeture complète non seulement en hiver, mais même en toute saison. On sait que les lenticelles s'hypertrophient dans l'eau (de Bary). L'hypertrophie porte exclusivement sur le phelloderme et la couche génératrice qui se déplace vers l'intérieur. La quantité d'eau contenue dans les tissus (hydrose interne), la richesse en subtances osmotiques des lenticelles, exercent une influence sur le développement de cet organe. Ce sont des conditions internes qui provoquent son apparition. « Les lenticelles sont de petites plages localisées dans le parenchyme méatifère, en prolifération continuelle et en continuelle évolution, capables de s'hypertrophier ou de se cicatriser selon les conditions d'humidité extérieures et intérieures, en s'adaptant sans cesse à ces conditions ». Quant à leur fonction, ce sont avant tout des organes de transpiration, régularisant automatiquement l'hydrose interne et la transpiration générale; occasionnellement elles servent aussi aux échanges gazeux.

Martins et Mohl ont signalé chez les Fougères arborescentes la présence de fossettes remplies de cellules brunes desséchées. Unger (1836) les assimile à des lenticelles. Müller (1877) montre que ces fossettes sont fréquentes sur les pétioles des grandes Fougères, au moins chez les Cyathéacées et les Marattiacées. **Hannig** (1) déclare que les fossettes des tiges et des feuilles des Cyathéacées sont des organes semblables et fonctionnant comme des pneumathodes, bien qu'elles ne soient comparables à des lenticelles ni par leur structure, ni par leur provenance. Il y distingue trois couches cellulaires : une externe à membranes minces, une profonde à membranes épaisses et entre les deux une couche de transition. Les cavités intercellulaires, bien que fort réduites, sont perméables à l'air. Les fossettes des stipules et des pétioles des Marattiacées sont équivalentes aux précédentes. Elles sont disposées de façon à permettre les échanges gazeux au moment de l'épanouissement du bourgeon et se ferment dès que le limbe peut assimiler. Les fossettes brunes ne sont que des fossettes blanches ayant cessé de fonctionner comme pneumathodes. Quant aux organes décrits par Potonié sur les coussinets foliaires de *Lepidodendron*, leur structure concorde si peu avec celle des fossettes des Fougères qu'on ne peut, à coup sûr, leur attribuer les mêmes fonctions.

Organes de sudation, Hydathodes. — Haberlandt (1894) a désigné sous le nom d'hydathodes les organes qui laissent suinter de l'eau à l'état liquide. Ce sont tantôt des fentes ou des stomates aquifères avec leur appareil annexe, tantôt des régions dénudées par la chute de l'épiderme, tantôt des organes glandulaires, cellules épidermiques isolées ou poils. **Haberlandt** (2) ajoute aux cas qu'il a précédemment décrits, les poils glanduleux portés par les écailles du rhizome de *Lathraea squamaria* et les poils foliaires de *Phaseolus multiflorus*. Il a expérimentalement constaté l'émission d'eau par ces organes. Dans le

(1) Hannig : *Ueber die Staubgrübchen an den Stammen und Blattstielen der Cyatheaceen und Marattiaceen* (Bot. Ztg. 1898).

(2) Haberlandt : *Zur Kentniss der Hydathoden* (Jahrb. wiss. Bot. t. 30. 1897).

dernier exemple cité, ce sont les poils, et non les stomates comme l'a cru Nestler, qui rejettent l'eau. Le même auteur (1) a obtenu artificiellement la formation d'hydathodes compensateurs chez *Conocephalus ovatus*, en détruisant les tissus par un badigeonnage avec une solution de sublimé à 0, 1 pour cent. Ces organes diffèrent totalement des hydathodes normaux de la plante : les cellules se prolongent en longs poils saillants, alors que le dispositif normal consiste en un épithème vascularisé et recouvert d'un épiderme mince stomatifère. **Copeland** (2) dit qu'il ne s'agit pas là de l'apparition d'une organe nouveau, mais d'une hypertrophie des cellules à la suite de conditions pathologiques.

D'après **Groom** (3) les poils glanduleux situés à la face inférieure des feuilles de *Lathræa*, *Pedicularis*, *Rhinanthus* et *Odontites* sont des hydathodes. Les feuilles des deux premiers riches en glandes rejettent plus d'eau que celles des deux derniers peu glanduleuses. Seules les parties de ces feuilles pourvues de poils glandulaires émettent de l'eau. La cuticule de ces glandes est munie d'un pore servant à l'émission du liquide.

Spanjer (4) reprend l'étude anatomique et physiologique des hydathodes. Il cite toutes les familles de plantes dans lesquelles l'expulsion d'eau a été constatée et augmente cette liste de quelques cas nouveaux. D'après Volkens. on n'a jamais observé de sudation chez les Résédacées, Linacées, Malvacées, Papilionacées, Silénacées. Quelques cas ont depuis lors été signalés dans les deux dernières familles. Il est intéressant de remarquer l'absence d'émission d'eau liquide chez un grand nombre d'arbres ; cela tient sans doute à l'importance relativement grande de la transpiration durant la nuit. L'auteur a constaté le défaut de sudation chez des Conifères (*Taxus*, *Ginkgo*, etc.), et aussi chez *Erica*, *Ruta*, *Plantago major*. Pour les arbres à feuilles caduques, il distingue plusieurs cas : 1° dents des feuilles sans stomates aquifères et sans sudation, les tissus s'infiltrent d'eau : Marronnier, Hêtre, Chêne-Rouvre ; 2° dents des feuilles avec des stomates aquifères plus ou moins développés, mais néanmoins émission d'eau nulle ou très faible, le mésophylle s'infiltre : Orme. Charme ; 3° dents avec stomates aquifères, pas d'infiltration dans le mésophylle : *Pterocarya caucasica*, *Hamamelis virginica*.

De Bary (1877) a décrit l'appareil aquifère des Angiospermes comme formé de trachées se terminant dans des espaces intercellulaires en communication avec l'extérieur par des stomates aquifères ; il a nommé épithème le tissu spécial interposé entre les trachées et l'épiderme. Haberlandt a montré qu'autour de l'épithème existent parfois une ou plusieurs assises de cellules formant gaine à ce tissu spécial et en continuité avec l'assise cellulaire qui entoure le faisceau vasculaire. Spanjer décrit plusieurs formes de l'appareil aquifère : 1° appareils dont la gaine vasculaire s'élargit et forme une gaine close à l'épithème ; épithème provenant du faisceau : tantôt les cellules de la gaine sans être lignifiées résistent à l'action de l'acide sulfurique plus que le parenchyme ambiant ; ces cellules sont allongées ou arrondies, leurs membranes sont rarement planes *(Fuchsia)*, habituellement ondulées *(Primula)* ou fortement sinueuses (Cucurbitacées) ; ailleurs l'épithème rappelle tout à fait le tissu lacuneux (Berbéridées) ; tantôt les cellules de la gaine sont aussi solubles dans l'acide sulfurique que le parenchyme (Rosacées).

---

(1) Haberlandt : *Ueber experimenteller Hervorrüfung eines neuen Organen bei Conocephalus ovatus* (Festschr. für Schwendener. Berlin. 1899).

(2) Copeland : *Haberlandt's new organ on Conocephalus* (Bot. Gaz., t. 33. 1902).

(3) Groom : *On the leaves of Lathroea squamaria and some allied Scrophulariaceae* (Ann. of Bot., t. II, 1897).

(4) Spanjer : *Untersuchungen über Wasserapparate der Gefässpflanzen* (Bot. Ztg, 1898).

2° appareils dont la gaine est ouverte : tantôt sans épithème et situés soit à l'extrémité des nervures *(Phaseolus multiflorus)*, soit sur le côté d'un faisceau qui se continue au delà *(Orchis maculata)*, tantôt avec épithème extérieur à la gaine *(Tropæolum majus)*.

Chez les Fougères, les appareils aquifères sont tout autrement constitués. L'eau passe non par des stomates ou des fentes, mais à travers les cellules épidermiques de régions déterminées : la cuticule est plus mince, les cellules diffèrent des voisines par leur forme et leur grandeur. Dans les Polypodes, les sores se trouvent toujours au dessous de ces organes, jamais ailleurs. Haberlandt a montré que le faisceau se terminait par des trachéides à ponctuations en fente, le liber est très réduit ; dans le faisceau et au dessus de lui se trouvent quelques cellules parenchymateuses à gros noyau. Le tout est entouré par l'endoderme à cadre subérisé, qui en haut touche la plage épidermique.

Spanjer a constaté expérimentalement l'émission d'eau par les appareils aquifères qu'il décrit. Quand on fait absorber à la plante, sous pression, de l'eau légèrement colorée par l'éosine, les premières gouttelettes d'eau rejetées par les hydathodes sont limpides, mais bientôt le liquide qui suinte est coloré. Quant à l'utilité de ces organes pour la plante, ils serviraient à prévenir les dommages qui pourraient résulter d'une pression d'eau excessive dans les trachées et ils permettraient en outre une circulation des liquides nutritifs en l'absence de la transpiration. L'auteur pense que l'expulsion d'eau s'effectue passivement sans aucune intervention active des cellules vivantes.

Les hydathodes glandulaires d'Haberlandt ne sauraient être considérés comme des appareils aquifères. Spanjer n'admet pas que, chez certaines plantes tropicales, les cellules aient un rôle actif dans le phénomène, comme le dit Haberlandt.

Haberlandt (1) maintient ses premières affirmations en ce qui concerne les plantes tropicales et le *Phaseolus multiflorus*. **Arthur Meyer** (2) appuie au contraire les vues de Spanjer.

Briquet (3) décrit comme hydathodes les appendices pétiolaires de *Scolopia*; il existe un faisceau de trachéides entouré d'un parenchyme à cristaux et de nombreux stomates aquifères. **Goffart** (4) signale un certain nombre d'hydathodes.

On connaissait 13 plantes tropicales possédant des hydathodes sur leurs sépales. Shibata (5) en décrit 5 cas au Japon : *Tecoma* et *Catalpa* (Bignoniacées), deux espèces de *Clerodendron* (Verbenacées), *Nicandra* (Solanacées). Le calice de ces plantes ainsi que les feuilles possèdent des poils en tête, très nombreux sur les parois internes des sépales et fonctionnant comme hydathodes. L'auteur a constaté l'émission de liquide par ces organes. Le liquide rejeté par la face interne des sépales de *Tecoma* (face dépourvue de stomates) réduit fortement la liqueur de Schweitzer ; c'est là un terme de passage entre les hydathodes et les poils nectarifères. Les capsules de *Sterculia platanifolia*, déjà étudiées par Delpino, contiennent jusqu'à la déhiscence un liquide aqueux provenant des hydathodes. Ce liquide a une réaction alcaline ; sa couleur brun-café est due à un phénol comparable au pyrogallol.

Hedlung (6) décrit chez quelques Broméliacées des poils écailleux destinés à absorber de l'eau. Chez *Karatas Plumieri* spécialement étudié par lui, les feuilles présentent à leur face inférieure des sillons occupés par un grand nombre de stomates enfoncés au dessous du niveau de la surface. Entre ces stomates se trouvent de nombreuses écailles en forme de disque attaché par un pédicule ; le disque est constitué d'une assise unique de cellules dont la membrane est mince d'un côté, fortement épaissie et lignifiée de l'autre. L'anteur considère la disposition ci-dessus comme un perfectionnement de l'appareil stomatique. Mais c'est en outre un moyen de retenir l'eau, comme l'a dit Schimper. Les cellules du disque de l'écaille ont leur membrane externe hygroscopique. On les trouve souvent remplies d'eau. En outre, les bords du disque émettent des cellules en forme de boyaux irrégulièrement ridés, ce qui augmente la surface de préhension de l'eau.

---

(1) Haberlandt : Bot. Ztg, t. 56, 1898, p. 177 et p. 315.

(2) Arthur Meyer : Bot. Ztg, t. 56, 1898, p. 281.

(3) John Briquet : *Sur les hydathodes foliaires de Scolopia* (Bull. herb. Boissier, 1898).

(4) Goffart : Bull. Soc. R. Bot., Belg., t. 39, 1900.

(5) Shibata *Zur Kentniss der Kelch- und Kapselhydathoden* (Arb. bot. Inst. Univ. Tokio, Bot. Centralbl., t. 83, 1900).

(6) Hedlung : *Sur les poils écailleux de quelques Broméliacées* (en Suédois ; Upsala, Botaniska Notiser, p. 217, 1901).

Weinrowsky (1) déclare que la plupart des plantes submergées présentent sur leurs feuilles des ouvertures apicales qui se forment soit par la chute d'un nombre restreint de cellules épidermiques (*Potamogeton*, *Sagittaria*, *Alisma*, *Sparganium*, *Stratiotes*, *Hippuris*, *Ceratophyllum*, *Myriophyllum*), soit par la chute des deux cellules des stomates aquifères (*Callitriche*, *Ranunculus*, *Veronica Anagallis*). Ces ouvertures sont le lieu d'écoulement du courant d'eau qui circule dans la plante. Plusieurs observations ont montré la sortie de l'eau en gouttelettes par ces organes. Ceci confirme les faits décrits par Sauvageau dès 1890 : desquamation apicale de l'épiderme et circulation d'eau dans le corps des plantes aquatiques. Chez d'autres plantes, ces organes sont remplacés dans leur fonction par des stomates aquifères (*Typha*) ou par l'épiderme (*Elodea*, *Utricularia*, *Aldrovandia*). Dans des conditions anormales, tous ces organes peuvent absorber de l'eau au lieu d'en rejeter.

Minden (2) dit aussi que l'émission d'eau en gouttelettes provient, chez les plantes aquatiques, de stomates aquifères accompagnés d'un épithème ou d'ouvertures sans épithème, produites par la destruction des cellules placées à l'extrémité des nervures et par la dénudation des trachéides terminales.

---

(1) Weinrowsky : *Unters. über die Scheitelöffnungen bei Wasserpflanzen* (Fünfstück's Beitr., 1899).

(2) Minden : *Beiträge zur anatomischen Kentniss wassersecernirende Organe* (Bibliotheca botanica, 1899).

(*A suivre*). H. **Ricôme**.

REVUE DES TRAVAUX
DE TÉRATOLOGIE VÉGÉTALE
PARUS DE 1895 à 1899 *(Suite)*.

Modifications dans la symétrie de la fleur. — M. **Hildebrand** (1) a observé au jardin botanique de Fribourg-en-Brisgau une fleur de *Fuchsia coccinea* qui, au lieu d'être pendante et actinomorphe, était dressée obliquement et zygomorphe. Les pièces florales postérieures, plus développées que celles de la région antérieure, donnent à l'ensemble de la fleur un aspect bilabié qui rappelle grossièrement une fleur de Sauge. L'Auteur fait remarquer aussi que cette anomalie vérifie la relation qui existe entre l'inclinaison de la fleur et la zygomorphie.

Une observation analogue, conduisant à des conclusions identiques, a été faite par M. **Vidal** (2), la même année ; dans ce dernier cas, la fleur du *Fuchsia coccinea* présentait des pièces antérieures très développées.

La transformation inverse des fleurs zygomorphes en fleurs actinomorphes est constatée très souvent, en particulier pour les fleurs des Orchidées. Toutes les fleurs d'un pied d'*Orphrys apifera*, comme le décrit M. **Finet** (3), se sont montrées absolument régulières : les trois sépales étaient normaux, le pétale antérieur ou labelle avait les dimensions, la forme et la coloration des deux pétales latéraux ; les autres pièces des verticilles plus internes étaient normalement constituées. La régularisation de la fleur s'est donc produite par atrophie et par arrêt de développement du labelle.

Les verticilles reproducteurs des fleurs d'Orchidées peuvent aussi être modifiés. M. **Finet** (4) a examiné les fleurs d'une Orchidée de

---

(1) F. Hildebrand : *Ueber eine zygomorphe* Fuchsia *Blüte* (Bot. Centralbl., Cassel, t. 77, 1899, p. 177-179, 2 fig.).

(2) L. Vidal : *Une fleur de* Fuchsia *virescente et zygomorphe* (Paris, Bul. soc. bot., t. 46, 1899, p. 261-262).

(3) E. A. Finet : VIII. *Sur une forme régularisée de la fleur de l'*Ophrys apifera *Hudson* (Paris, Bul. soc. bot., t. 45, 1898, p. 378).

(4) E. A. Finet : *Sur une fleur monstrueuse de* Calanthe veratrifolia *R. Br.* (C. triantherifera *Nadeaud*) (Paris, Bul. Soc. bot., t. 46, 1899, p. 326-329, 4 fig.).

Tahiti, munie de trois étamines, le *Calanthe triantherifera*, qui avait été décrite sous ce nom par Nadeaud. Il a vu que les échantillons munis de trois étamines étaient anormaux, deux étamines surnuméraires et imparfaites ayant pris naissance : l'une de ces étamines semble incomplètement développée et le pollen n'y est pas encore fragmenté en masses polliniques, l'autre a l'aspect d'une poche très ouverte et renferme quatre pollinies empilées verticalement.

M. SOMMIER (1) a récolté un exemplaire de *Platanthera bifolia* dont toutes les fleurs (au nombre de 16) possédaient des éperons aux deux pièces latérales externes du périgone, ce qui indique une tendance à l'actinomorphisme. Sur la même espèce, M. CORNAZ (2) a signalé aussi des fleurs ne présentant pas d'éperon. Enfin, les fleurs de l'*Ophrys arachnites*, d'après M. KRASSER (3), peuvent être munies de labelles courts ayant l'aspect des autres pièces du périgone.

Des phénomènes identiques ont été constatés dans des familles végétales très différentes. C'est ainsi que M. BUCHENAU (4) a cultivé en 1896 une espèce de *Pelargonium* appartenant au sous-genre *Pelargium* et dont quelques fleurs étaient régulières au lieu d'être zygomorphes comme d'ordinaire ; la présence de cette pélorie, l'absence de labelle, l'élargissement et la coloration des pièces du calice et de la corolle donnaient aux fleurs un aspect bien spécial.

M. GÉNEAU DE LAMARLIÈRE (5) a signalé une anomalie bien curieuse présenté par une fleur de *Stachys silvatica* dont la corolle formait un tube presque régulier, au lieu de se diviser en deux lèvres comme à l'ordinaire.

Dans la même famille, le *Linaria spuria* a été le sujet des très intéressantes recherches de M. VOCHTING (6), tant au point de vue statistique que morphologique ou expérimental. L'Auteur, dans des travaux antérieurs, avait étudié principalement la zygomorphie et ses causes ainsi que l'influence de la lumière sur la forme et la position des fleurs. Son nouveau mémoire fait pour ainsi dire suite au beau travail de M. Vuillemin sur les « Monstruosités provoquées par les variations du milieu extérieur chez le *Linaria vulgaris* et le *Viola alba* » paru en 1893. Les fleurs du *Linaria spuria* sont essentiellement variables comme nombre de pièces (corolle ayant de deux jusqu'à huit pétales ; éperon unique remplacé par plusieurs autres ou manquant) et comme disposition de celles-ci (surtout pour les pétales). Le plan de zygomorphie peut même disparaître par suite de l'apparition de pétales égaux pourvus d'éperons et d'étamines fertiles : la fleur devient alors régulière et est affectée de pélorie.

---

(1) S. Sommier : Platanthera bifolia *Rchb.* tricalcarata (Firenze, Boll. Soc. bot. ital., 1898, p. 186-188).

(2) E. Cornaz : Arch. Sci. Phys., Genève, (4) t. 2, 1896, p. 175.

(3) F. Krasser : *Ueber eine regelmässige Pelorie von* Ophrys arachnites *Murr.* (Wien, Verh. zool. bot. Ges., t. 49, 1899, p. 314-315).

(4) F. Buchenau : *Zwei interessante Beobachtungen an Topf-Pelargonien* (Bremen, Abh. Natw. Ver., t. 16, 1899, p. 274-277).

(5) L. Géneau de Lamarlière : *Sur quelques cas tératologiques observés aux environs de Reims* (Reims, Bul. soc. sci. nat., t. 8, 1899, 16 p., 3 fig.).

(6) H. Vöchting : *Ueber Blüthen-Anomalien. Statistiche, morphologische und experimentelle Untersuchungen* (Jahrb. wiss. Bot., Leipzig, t. 31, 1898, p. 391-510, pl. IX-XIV, 1 fig.).

Le développement des fleurs anormales est remarquable en ce que, chez une fleur atteinte de pélorie et munie de cinq éperons, par exemple, les sépales se forment d'avant en arrière, tandis que les pièces du calice de la fleur normale naissent dans l'ordre inverse.

D'après M. Vöchting, la plupart des anomalies du *Linaria spuria* sont déterminées par des causes internes, inhérentes à l'espèce elle-même, et encore incomplètement connues ; pourtant il semble que l'éclairement insuffisant est propice à l'apparition de fleurs monstrueuses.

Signalons encore, à propos des Linaires, les travaux de M. Jost (1), relatifs à l'espèce précédente, et ceux de M. Jacobasch (2) sur les cas de pélorie du *Linaria vulgaris*. Enfin, M. Buchenau (3) a décrit une fleur d'*Alectorolophus major* dont la lèvre inférieure était munie d'un prolongement en forme d'éperon semblable à ceux que l'on connaît aux fleurs de Calcéolaire ou d'*Anthirrhinum*.

Métamorphose régressive. — La transformation des pièces des verticilles supérieurs de la fleur en pièces moins différenciées est un fait bien connu et souvent signalé. Citons quelques faits nouveaux : M. Viviand-Morel (4) a vu la transformation des organes floraux du *Dianthus barbatus* en écailles calicinales allongées. Dans une fleur de *Fuchsia*, M. Massalongo (5) a noté la transformation des étamines en lames foliacées. M. Cornaz (6) a signalé la même anomalie sur deux exemplaires d'*Anemone alpina* var. *sulphurea* : cette modification des étamines est fort intéressante ici parce qu'elle permet de constater dans la section *Pulsatilla* du genre *Anemone* un fait qui s'observe fréquemment dans la section *Anemonanthus* (surtout chez les deux espèces *Anemone hortensis* et *A. coronaria*) et dans la section *Hepatica* (fleurs doubles rouges ou bleues).

---

(1) L. Jost : *Ueber Blüten-Anomalien bei* Linaria spuria (Biol. Centralbl., Berlin, t. 19, 1899, p. 145-153, 185-195).

(2) E. Jacobasch : *Ueber einige Pelorien von* Linaria vulgaris *Mill. und die Entstehung der Pelorien überhaupt* (D. bot. Monatschr., Arnstadt, t. 12, 1898, p. 204-209 ; 18 9, p. 66-71, etc.).

(3) F. Buchenau : *Spornbildung bei* Alectorolophus major (Festschr. 45. Vers. D. Philo. Schulm., Bremen, 1899, p. 149-156, 2 fig.).

(4) J.-V. Viviand-Morel : Lyon, Ann. soc. bot., t. 23, 1899, p. 8-9.

(5) C. Massalongo : *Nuova miscellanea teratologica* (Nuovo Giorn. bot. ital., Firenze, 1896, p. 256-269, pl. IV).

(6) E. Cornaz : Arch. Sci. Phys., Genève, (4) t. 5, 1898, p. 480-481).

On sait que la *virescence* ou *chloranthie* est caractérisée par la transformation en petites lames vertes foliacées de toutes les pièces florales; dans quelques cas elle résulte d'une action parasitaire, mais en général on n'en connaît pas l'origine; parfois, elle peut prendre tous les aspects d'une véritable épidémie. M. de Vries (1) a suivi avec soin une semblable affection qui a attaqué ses cultures en 1893 avec une intensité assez grande pour menacer sa récoltes de graines. Sur 80 espèces mises en expériences, 24 furent atteintes et parmi celles-ci un certain nombre (*Polygonum Convolvulus*, *P. Fagopyrum*, *Geranium molle*, etc.) qui n'avaient jamais présenté la moindre virescence dans les cultures antérieures. La simultanéité de l'apparition de la virescence semblait avoir une cause commune d'autant plus que beaucoup d'espèces cultivées pour la première fois par l'Auteur (*Chrysanthemum segetum*, *Coreopsis tinctoria*, etc.) offraient aussi la même anomalie.

L'année suivante, en 1894, le phénomène s'est répété chez un grand nombre de plantes semées l'année d'avant. Trois pieds de *Geranium molle* et de *Lychuis vespertina*, attaqués dès les mois de mai et de juin, furent le point de départ probable de l'épidémie : le contagium ayant séjourné dans leurs boutons hivernaux a pu se répandre par le moyen des insectes sur les autres cultures.

M. Viviand-Morel (2) a signalé une inflorescence d'*Isatis tinctoria* présentant de nombreuses fleurs virescentes.

Parmi les travaux concernant les *fleurs doubles*, citons ceux de M. Jacobasch (3) se rapportant aux genres *Viola* et *Rosa*, de M. Schilberszky (4) sur des fleurs de Tulipes, de M. Murr (5), de M. Pons (6) et un long article d'ensemble par M. Ross (7).

Les phénomènes de *pétalodie* et de *pistillodie des ovules* sont assez rares dans le régne végétal. Aussi M. Vuillemin (8) tient-il à signaler un cas observé sur un pied de *Begonia erecta* : l'ovaire gonflé de la fleur fait éclater les parois en déhiscence loculicide et les placentas se montrent chargés d'un très grand nombre de languettes, longues de 3 à 5 millimètres, ayant l'aspect, la couleur et la structure des pétales ; chaque languette est brusquement contractée en un court onglet à la base : les ovules sont donc transformés en petits pétales. L'Auteur déduit de cette observation que les feuilles ainsi substituées aux ovules s'insèrent sur d'autres feuilles et que, par suite, la feuille n'est plus, nécessairement et par définition, comme le voulait Sachs, un membre porté par une tige.

---

(1) H. de Vries : *Een epidemie van vergroeningen* (Gent, Bot. Jaarboek, Dodonaea, t. 8, 1896, p. 66-91).

(2) J.-V. Viviand-Morel : Lyon, Ann. soc. bot., t. 22, 1897, C. R., p. 14.

(3) E. Jacobasch : *Teratologische Mittheilungen* (Weimar, Mitt. bot. Ver., 1899, p. 3-5). — *Die allmähliche Entwickelung einer vergrünten und dann durchwachsenen Rose* (D. bot. Monatschr., Arnstadt, t. 15, 1897, p. 169-171).

(4) K. Schilberszky : Sitzungber. naturw. Ges. Budapest, febr. 1898, in Bot. Centralbl., Cassel, t. 81, 1900, p. 334.

(5) J. Murr : *Ueber gefüllte Blüthen in der heimischer Flora* (D. bot. Monatschr., Arnstadt, t. 14, 1896, p. 133-136).

(6) G. Pons : *Un caso di metamorfosi petalizzante nel* Colchicum alpinum (Firenze, Boll. Soc. bot. ital., 1898, p. 7-8).

(7) H. Ross : *Gefüllte Blüten* (Gartenmag., München, 1899, 7 p., 9 fig.).

(8) P. Vuillemin : *Transformation des ovules de* Begonia *en carpelles et en pétales* (Paris, Bul. soc. bot., t. 42, 1895, p. 143-150).

La pistillodie des ovules est un phénomène très rare, signalé seulement par Berkeley en 1850. Dans une fleur du *Begonia erecta* cité plus haut, M. Vuillemin a trouvé quelques languettes, à base atténuée progressivement, portant des ovules bien conformés ; d'autres languettes, très courtes, dépassant à peine un millimètre de longueur, ne présentaient pas d'ovules, mais leurs cellules épidermiques distales se prolongeaient en poils courts, légèrement capités, semblables à des papilles stigmatiques.

Uu autre cas de phyllodie des ovules a été décrit par M. Beauverie (1) sur des fleurs de *Plantago major* : l'ovaire ne forme pas une cavité close, il constitue un tube cylindrique, vert, bilabié, ouvert à la partie supérieure ; au centre, se trouvent de longues lames foliacées, au nombre de 4 à 7, réunies à la base, munies d'une sorte d'onglet long et mince, et étalées à la partie supérieure où elles montrent une nervure principale et des nervures secondaires.

Dans les fleurs doubles du *Petunia hybrida*, M. Molliard (2) a signalé un nouveau cas d'ovules pollinifères, déjà connus dans quelques plantes (*Passiflora*, *Rosa*, *Salix*, etc.). La forme extérieure de ces ovules peut être plus ou moins altérée, mais on y reconnaît toujours un tégument et un micropyle ; il est facile d'observer du reste toutes les transitions de forme entre l'ovule et une demi-loge d'anthère. A l'intérieur, le sac embryonnaire est remplacé par des cellules-mères de grains de pollen entourées d'un tissu nourricier qui se développe régulièrement autour d'elles. Aucune couche plus externe ne se différencie en assise transitoire ou en assise mécanique.

Métamorphose progressive. — Les exemples de transformations des organes floraux en pièces du type des verticilles supérieurs sont assez rares. Ainsi on ne connaît que fort peu de cas de pistillodie (*Sempervivum*,

---

(1) J. Beauverie : *Note sur quelques monstruosités présentées par un pied de* Plantago major (Lyon, Ann. soc. bot., t. 23, 1898, p. 22-23).

(2) M. Molliard : *Sur la formation du pollen dans les ovules du* Petunia hybrida (Rev. gén. bot., Paris, t. 8, 1896, p. 49-58, pl. IV). — *Homologie du massif pollinifère et de l'ovule* (Id, p. 273-283, fig. 66-84).

Cheiranthus Cheiri). M. Lutz (1) décrit une monstruosité du *Crocus sativus* × *græcus* dans laquelle la pistillodie est poussée au plus extrême degré ; non seulement la plupart des étamines et des pièces de périanthe ont pris l'aspect de stigmates normaux, mais encore, et l'Auteur insiste particulièrement sur ce point, les feuilles et les écailles qui entourent l'inflorescence sont transformées en stigmates. En général, les écailles sont imprégnées de polychroïte et ont leur extrémité transformée, par reploiement des deux bords du limbe l'un vers l'autre, en papilles stigmatiques ne présentant pas de faisceaux libéro-ligneux. Dans la région terminale d'une feuille anormale stigmatifère, le limbe s'étrangle latéralement, l'épaisseur diminue vers la pointe, les quatre faisceaux libéro-ligneux se rapprochent et se réduisent finalement à deux (fig. 13-15) ; enfin, les parenchymes lacuneux et palissadique disparaissent peu à peu, en même temps que les cellules s'imprègnent de polychroïte.

La structure des feuilles montre ainsi un acheminement très accusé vers celle du stigmate, mais elle n'atteint pas la stigmatisation typique que l'on rencontre dans les écailles.

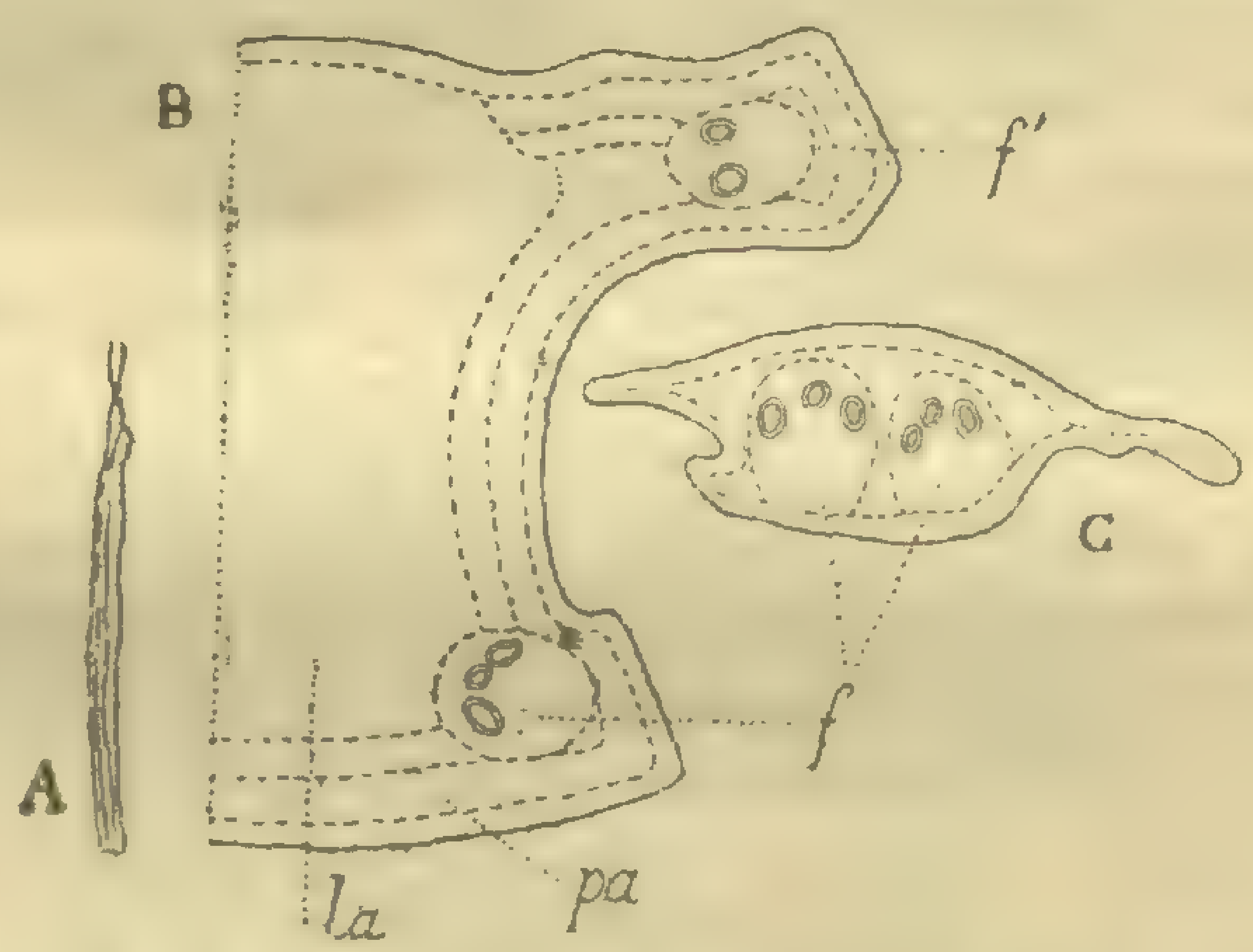


Fig. 13 (A). — Aspect extérieur d'une feuille stigmatifère de *Crocus*.

Fig. 14 (B). — Moitié de coupe transversale d'une feuille normale : *f*, *f'*. faisceaux libéro-ligneux médian et latéral ; *pa*, *la*, tissus palissadique et lacuneux.

Fig. 15 (C). — Coupe transversale d'une feuille stigmatifère : les deux faisceaux médians subsistent seuls (schématisé d'ap. Lutz).

Un autre cas de pistillodie, moins accentué, a été observé en Angleterre par M. Soane (2) sur un *Begonia* : les fleurs mâles possèdent des étamines transformées en pistils. Les Bégonias, du reste, sont susceptibles d'être profondément modifiés par la culture ; ils donnent alors des monstruosités curieuses. Les Horticulteurs (3) ont pu obtenir, dans ces dernières années, des fleurs à pétales pourvus d'appendices en forme de crêtes (Bégonias tubéreux à fleurs cristées) ; ils ont fait naître également ces crêtes sur les feuilles où elles bordent de chaque côté les nervures principales et prennent des coloris variés d'un bel effet ornemental.

---

(1) L. Lutz : *Note sur un Safran monstrueux* (Paris, Bul. soc. bot., t. 44, 1897, p. 95-98, pl. IV).

(2) Soane : Gard. Chron., London, 1899, p. 283.

(3) Paris, J. Soc. horticult. France, 1895, p. 679 ; 1898, p. 853 ; 1899, p. 829.

C'est dans de telles fleurs mâles cristées que MM. GRIGNAN (1) et BOIS (2) ont signalé et décrit l'apparition de pétales supplémentaires portant sur leur bord, et vers la moitié de leur hauteur, un bourrelet de 5 millimètres de long qu'on peut identifier à une portion de stigmate. M. Bois a constaté que d'autres fleurs présentaient au milieu des étamines un style avec son stigmate sans trace d'ovaire ; il a même trouvé une fleur ayant trois faux pistils dans son androcée.

Enfin, dans le *Begonia semperflorens*, le même Auteur a décrit et figuré une remarquable amplification de l'anomalie précédente : beaucoup de fleurs mâles renferment, au lieu d'étamines, une centaine de styles, divisés au sommet en deux branches stigmatifères, beaucoup plus longs que les styles normaux et insérés sur un axe épais et allongé. Entremêlés aux styles, de petits appendices verdâtres représentent des placentas recouverts d'ovules.

M. MONTEMARTINI (3) a rencontré des fleurs de *Gentiana campestris* possédant deux pistils, l'un normal, bicarpellaire, un peu courbé seulement, l'autre plus petit, pédicellé, terminé par un seul lobe ouvert au sommet. L'Auteur considère ce pistil anormal comme dérivant d'une étamine surnuméraire ; le pédoncule, long de trois millimètres, représente le filet staminal et l'ovaire provient de l'anthère développée en un limbe recourbé en forme de carpelle clos et dont la pointe forme l'unique stigmate. Une section transversale montre une seule cavité avec un placenta ventral muni de deux séries d'ovules anatropes. Parmi ces ovules, quelques-uns semblent normalement évolués, les autres contiennent une grosse cellule à protoplasma abondant semblable à une cellule-mère de grains de pollen.

MM. GILLOT et PARMENTIER (4) ont signalé, dans un cas tératologique du *Lamium album*, récolté aux environs d'Autun, la multiplication des ovules aux dépens des étamines par métamorphose progressive. Les étamines restées courtes forment des noyaux ovariens irrégulièrement saillants qui renferment un rudiment d'ovule. Ce sont les pétales, devenus sépaloïdes par leur structure et la présence de chlorophylle dans leurs tissus, qui à leur base jouent le rôle de feuilles carpellaires.

---

(1) G. T. Grignan : Sem. hortic., Paris, 1899. — H. Danthenay : *Cas de pistillodie sur les Bégonias et le* Begonia semperflorens *aigrette* (Rev. hortic., Paris, t. 71, 1899, p. 501-502).

(2) D. Bois : *Cas de pistillodie dans un Bégonia tubéreux à fleurs cristées et dans le* Begonia semperflorens *« Aigrette »* (Paris, J. Soc. horticult. France, 1899, p. 949-956, fig. 30-36). — Voir aussi : Gard. Chron., London, 1899, p. 194.

(3) L. Montemartini : *Pistillodia dell'antera in* Gentiana campestris L. (Malpighia, Genova, t. 13, 1899, p. 192).

(4) X. Gillot et P. Parmentier : Lamium album L. ; *cas tératologique* (Paris, Bul. Soc. bot., t. 44, 1897, p. 307-312, pl. X).

Enfin, M. **Abbado** (1) décrit, au milieu d'un grand nombre d'autres anomalies, la transformation des étamines en carpelles dans les fleurs d'une Pivoine.

Hermaphroditisme accidentel. — M. **Camus** (2) n'a pas trouvé dans les Saules de fleurs hermaphrodites proprement dites et il a constaté que les anomalies florales sont surtout très fréquentes dans les hybrides. C'est ainsi que le *Salix sepulcralis (S. alba × babylonica)* possède : 1° des chatons mâles diandres ; 2° des chatons femelles à gros pistils ; 3° des chatons androgynes formés de fleurs femelles et de fleurs mâles régulièrement mêlées à des fleurs comprenant une capsule, avec style et stigmates, flanquée latéralement d'une étamine (fig. 16-18). Parfois, mais le cas est très rare, la capsule est anormale, rétrécie à la base et surmontée de stigmates sessiles.

Le *Salix rubra* (var. biovariée) peut présenter des fleurs composées d'une capsule à laquelle une étamine est soudée sur le côté (fig. 20), ou bien d'une capsule surmontée de deux styles superposés (fig. 21), chaque style étant muni de deux stigmates ; le plus souvent, on trouve dans chaque fleur deux capsules normales (fig. 19). Le *S. rubra* var. biovariée représente un Saule mâle dont les deux étamines ont été transformées en pistils.

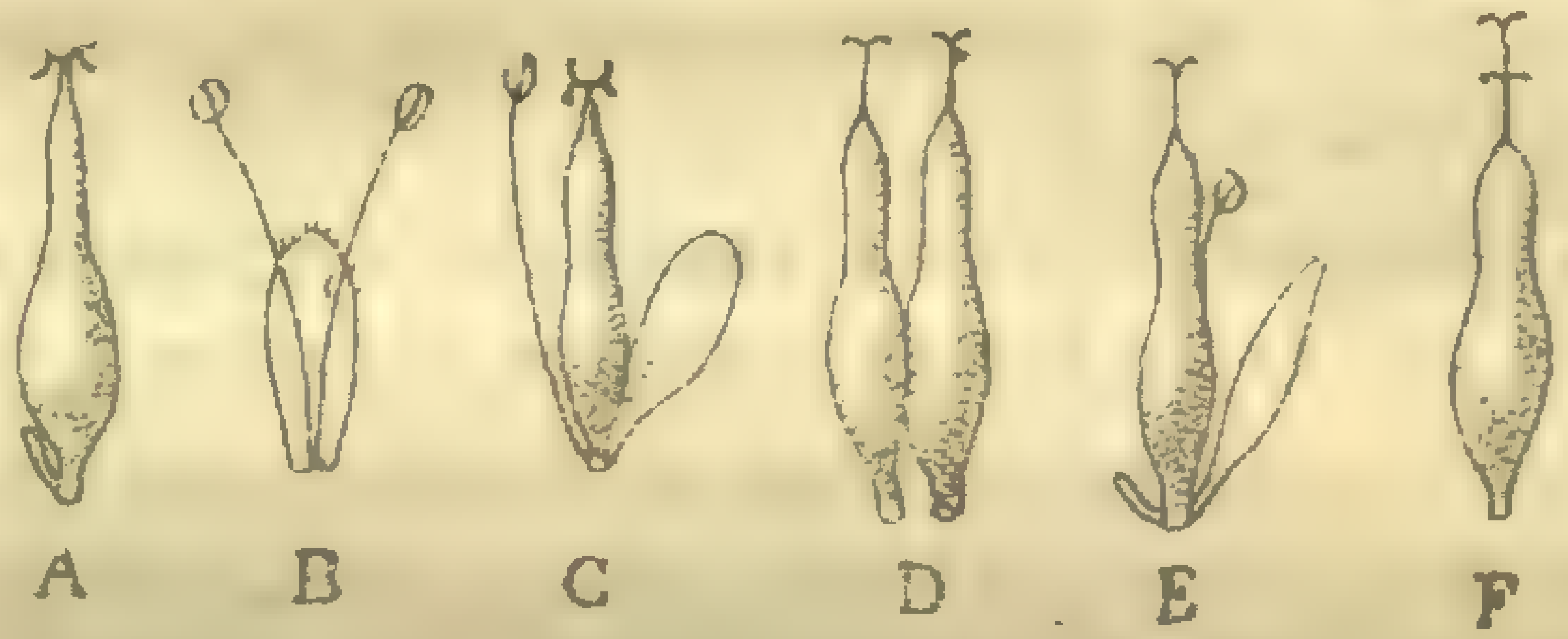


Fig. 16-18 (A-C). — *Salix sepulcralis :* A, fleur femelle normale ; B, fleur mâle normale ; C, fleur androgyne.

Fig. 19-21 (D-F). — *Salix rubra* : D, deux capsules géminées dans la même écaille ; E, capsule soudée jusqu'à la région moyenne avec une étamine ; F, capsule surmontée de deux styles superposés (d'ap. Camus).

En général, les fleurs hermaphrodites des Saules proviennent donc de la transformation de une ou deux étamines en pistils, une ou deux étamines normales étant conservées intactes ; aussi M. Camus propose-t-il de donner à ces fleurs faussement hermaphrodites le nom d'*androgynes* pour les distinguer des fleurs hermaphrodites vraies.

M. **Shimek** (3) a présenté à l'Académie d'Iowa un pied de *Salix amygdaloides* dont la plupart des fleurs étaient hermaphrodites. On y remarquait trois étamines et les ovaires possédaient deux ou quatre placentas. Les graines étaient bien consitituées, mais aucun essai de germination n'a été tenté.

---

(1) M. Abbado : *Mostruosita in fiori di* Pæonia Moutan *Sims.* (Firenze, Boll. soc. bot. ital., 1896, p. 125-128).

(2) E. G. Camus : *Fleurs faussement hermaphrodites et anomalies florales dans le genre* Salix (Paris, Bul. Soc. bot., t. 46, 1899, p. 185-191, pl. IV-VI).

(3) B. Shimek : *Perfect flowers of* Salix amygdaloides *Ands.* (Des Moines. Proc. Iowa Acad. Sci., t. 3, 1896, p. 89-90, fig.).

D'autres cas de fleurs androgynes ont été signalés par M. SOSTARIC (1) sur le *Salix babybonica*, par M. DIEDICKE (2) sur des pieds de *Salix capræa* croissant à l'ombre, par M. WEBERBAUER (3) dans l'inflorescence d'un *Quercus dentata* var. *Dainio* poussant dans le jardin botanique de Breslau.

Des phénomènes analogues, bien connus depuis longtemps, se produisent dans les fleurs des pieds mâles du *Mercurialis annua*. M. MOLLIARD (4) a constaté que les carpelles contenus dans ces fleurs proviennent bien d'étamines transformées, car la réduction dans le nombre des étamines correspond exactement aux carpelles présents, et, de plus, on observe souvent des étamines à demi transformées en carpelles.

Le même Auteur a pu obtenir une transformation plus complète des fleurs mâles en fleurs femelles, et observer toutes les transitions morphologiques entre ces deux extrêmes, en cultivant des pieds de Chanvre dans une serre. Le calice de la fleur mâle se réduit de plus en plus et acquiert la forme du périgone de la fleur femelle; les cinq étamines de la fleur mâle se transforment en cinq carpelles ou bien, plusieurs s'étant atrophiées, se réduisent à deux feuilles carpellaires : dans ce dernier cas, on est en présence d'une fleur comparable à la fleur femelle normale. Comme l'Auteur n'a jamais observé d'étamines ou de carpelles isolés terminés par deux stigmates, il conclut que le pistil de la fleur de Chanvre est formé de deux carpelles. Ces feuilles carpellaires ne sont autre chose que deux des cinq feuilles développées sous forme d'étamines dans la fleur mâle; il n'y a eu qu'un seul cycle de feuilles sexuées dans la fleur de Chanvre et cette fleur est unisexuée fondamentalement et non par avortement. M. Molliard arrive ainsi pour le Chanvre aux mêmes conclusions que M. SEEMEN (5) pour les fleurs du *Salix fragilis* (fig. 22-24).

Enfin, l'étude anatomique des fleurs mâles modifiées a encore montré à M. Molliard un fait intéressant : c'est l'apparition dans les sacs polliniques les plus réduits de cellules-mères polliniques géantes, très vacuolaires, à protoplasma peu granuleux, dans chacune desquelles le noyau fournit deux noyaux très écartés l'un de l'autre. L'Auteur

(1) Sostaric : Wien, Verh. zool. bot. Ges., t. 46, 1896, p. 234.

(2) H. Diedicke : Weimar, Mitt. bot. Ver., 1898, p. 5.

(3) A. Weberbauer : *Ueber Bildungsabweichungen in den Blütenständen einer Eiche* (Berlin, Ber. D. bot. Ges., t. 17, 1899, p. 194-199, pl. XIV).

(4) M. Molliard : *De l'hermaphroditisme chez la Mercuriale et le Chanvre* (Rev. gén. bot., Paris, t. 10, 1898, p. 321-334, fig. 55-67).

(5) O. von Seemen : *Abnorme Blütenbildung bei einer* Salix fragilis L. (Oesterr. bot. Ztg., t. 45, 1895, p. 254-257, 289-295, pl. XII-XII).

pense que ces cellules géantes représentent des cellules-mères polliniques se transformant en cellules-mères de sac embryonnaire : elles ont les dimensions de ces dernières ; elles subissent de même leur division ; de plus, elles sont entourées de cellules semblables à celles qu'on observe autour du sac embryonnaire.

Détermination du sexe. — On admet généralement pour les plantes dioïques que le sexe est définitivement déterminé dans la graine et que la proportion des graines mâles et femelles d'un même lot n'est pas influencée par les conditions extérieures. M. Molliard (1) a montré que le sexe peut être modifié par les facteurs externes : 1° Des graines de Chanvre cultivées en serre dans des conditions peu favorables au développement de l'appareil végétatif ont fourni des pieds petits (taille moyenne de 20 centimètres), mourant peu après la floraison. L'Auteur a obtenu dans l'une de ses nombreuses expériences 425 individus femelles pour 100 individus mâles, tandis que les graines germant dans des conditions normales donnent toujours de 72 à 164 pieds femelles pour 100 pieds mâles. Enfin, par des expériences comparées, M. Molliard a vu que cette modification du sexe ne tenait ni à la nature chimique du terreau employé, ni à l'humidité du sol ou de l'atmosphère, ni à la température ou à la précocité des semis, mais était due à la faible lumière que recevaient les plantes.

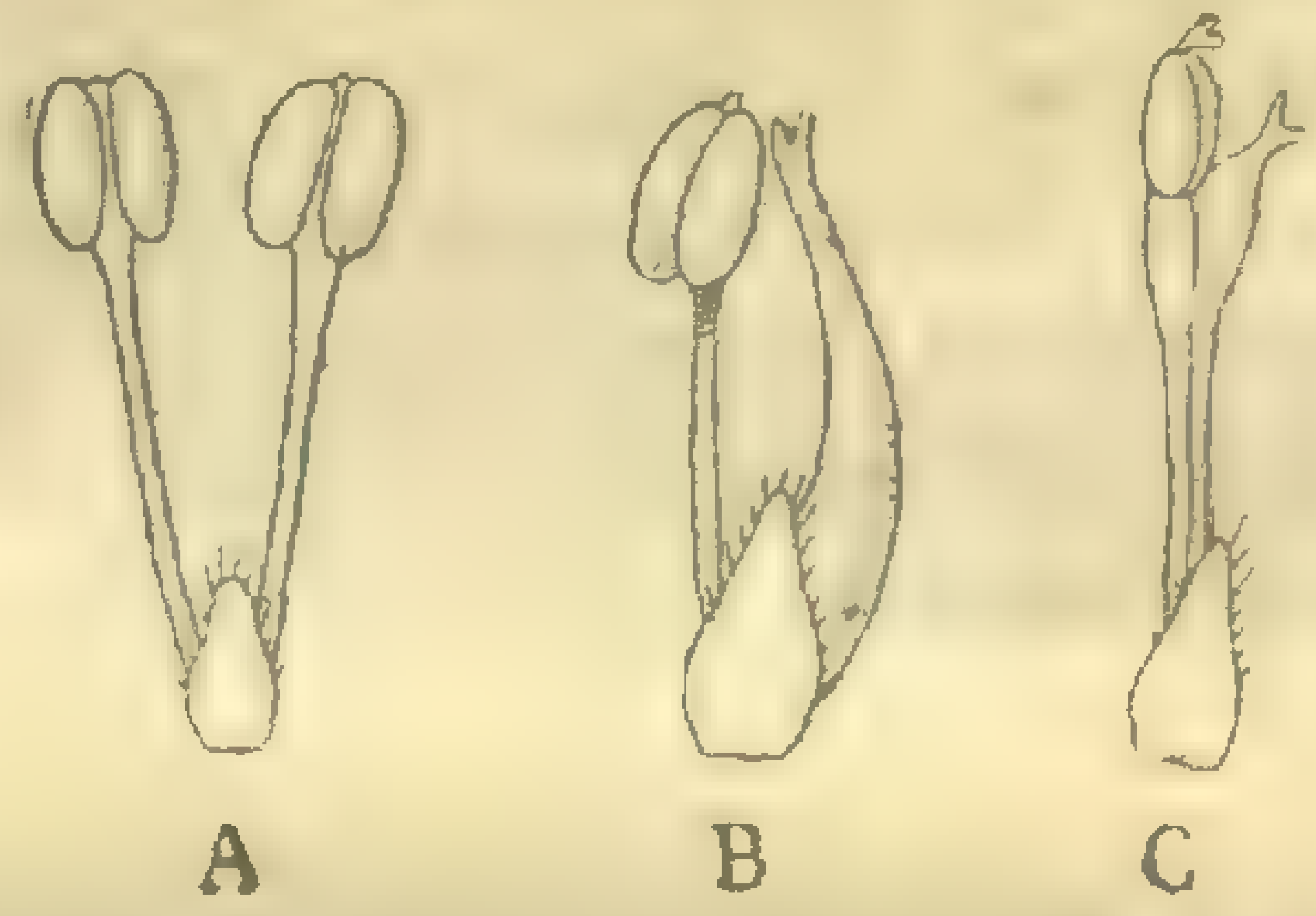


Fig. 22-24. (A-C). — **Fleur mâle** normale de *Salix fragilis* et deux fleurs anormales (d'ap. Seemen).

2° Par contre, M. Molliard a reconnu que la chaleur favorise chez la Mercuriale la production d'individus femelles : deux lots de graines, semés le 18 avril et le 25 juin, ont reçu des quantités de chaleur correspondant à une température moyenne de 12° et de 18°5 et ont fourni, pour 100 mâles, le premier 86 pieds femelles, le second 90.

Dans des conditions tout à fait différentes, M. Fujii (2) a remarqué que le sexe des fleurs du *Pinus densiflora* est tout d'abord indéterminé, puis que le sexe femelle prédomine à partir de l'instant où la nutrition devient surabondante.

Tératologie expérimentale. — M. Blavet (3) a observé que la transplantation amenait un changement de sexe chez le *Thladiantha dubia*, Cucurbitacée dioïque.

---

(1) **M.** Molliard : *Sur la determination du sexe chez le Chanvre* (Paris. C.-R. Acad. sci., t. 125. 1897. p. 792-794). — *De l'influence de la température sur la détermination du sexe* (Id, t. 127, 1898, p. 669-671).

(2) K. Fujii : *Physiological Researches on the Sexuality of the Flowers of* Pinus densiflora *Sieb. et Zucc.* (Tokyo. Bot. Mag., t. 9. 1895, 5 p.).

(3) Blavet : Interméd. Afas, Paris. 1896. p. 121-122.

Le Papayer commun (*Carica Papaya*) a des fleurs ordinairement unisexuées, portées sur des pieds séparés. M. BORDAGE (1) a maintes fois constaté, à la Réunion, le fait suivant, des plus curieux : par suite de la mutilation de sa région supérieure, un Papayer mâle peut produire des fleurs femelles, le traumatisme déterminant une grande activité dans la circulation de la sève. L'Auteur a même provoqué expérimentalement cette transformation en opérant avant l'éclosion des premières fleurs et de préférence sur de jeunes Papayers vigoureux disposés à fleurir dès la première année de leur existence. Après la mutilation, le diamètre du tronc augmente, son extrémité se cicatrice et cesse de croître, deux bourgeons situés à l'aisselle des deux feuilles directement au-dessous de la surface de section se développent et produisent une dichotomie terminale. Chaque branche de cette dichotomie fleurit et donne des fleurs femelles, puis des fruits (2).

---

(1) E. Bordage : *Variation sexuelle consécutive à une mutilation chez le Papayer commun* (Paris, C.-R. soc. biol., (10) t. 5, 1898, p. 708-710).

(2) A. Giard : *Les Variations de la sexualité chez les Animaux* (Paris, C.-R. soc. biol., (10) t. 5, 1898, p. 730-731). — Dans cet article sont rapprochées les unes des autres les observations peu connues et disséminées de MM. Moore, Masters, E. Leplae, P. Nypels, Th. Meehan, Blavet, etc.

(*A suivre*). C. HOUARD.

TABLE DES ARTICLES ORIGINAUX

Pages

Études sur les Mycorhizes endotrophes (avec sept figures dans le texte et quatre planches, Pl. 1 à 4), par M. J. Gallaud.

Historique et Introduction. 5

I. Étude de quelques types de Mycorhizes :

1° Série de l'*Arum maculatum (Arum maculatum, Arum Arisarum, Ruscus aculeatus)* 16

Étude rapide de quelques plantes infestées se rattachant au type *Arum* . . 30

2° Série du *Paris quadrifolia (Paris quadrifolia, Colchicum autumnale, Parnassia palustris, Anemone nemorosa, Ficaria ranunculoides)*. . . . 41, 66

Étude rapide de quelques plantes infestées se rattachant au type *Paris* . . 69

3° Série des Hépatiques 77

4° Série des Orchidées 80

II. Étude des différents organes de l'endophyte :

1° Le filament mycélien 123

2° Les vésicules 130

3° Les arbuscules. 223

4° Les sporangioles. Transformation des arbuscules 231

III. Étude de l'endophyte dans ses rapports avec la plante :

1° Influence de la racine sur la forme et la distribution de l'endophyte . . 313

Pages

2° Modifications macroscopiques de la racine attribuables au champignon. 320

3° Modifications internes apportées par le champignon dans les cellules. . . 322

IV. De la place systématique des champignons endophytes. 423

V. La vie en commun dans les mycorhizes endotrophes 479

Résumé et Conclusions générales. 488

Index bibliographique 491

De l'influence des endophytes sur la tubérisation du *Solanum*, par M. Henri Jumelle 49

Quelques cas de polyembryonie chez plusieurs espèces de Palmiers (avec onze figures dans le texte), par M. C. L. Gatin. 60

Remarques sur la comparaison entre les Angiospermes et les Gymnospernes (avec six figures dans le texte), par M. Gaston Bonnier.. 97

Sur une liane du Houblon *(Humulus Lupulus* L.*)* hermaphrodite (avec un planche, Pl. 5), par M. Camille Brunotte. 109

Fleurs anormales d'*Agave americana* (avec dix-sept figures dans le texte), par M. L. Ducamp 116

Recherches physiologiques sur le fruit des Cucurbitacées, par M. Leclerc du Sablon. 145

Composition comparée des moûts du Verdot greffé et franc de pied, par MM. Lucien Daniel et Charles Laurent . . 165

Sur quelques fleurs anormales d'*Agave mexicana* et d'*Agave vivipara* (avec onze figures dans le texte), par M. Maige . 168

Sur le développement du sporogone des Mousses (avec trois figures dans le texte), par M. Leclerc du Sablon. . . 193

Caractères morphologiques et anatomiques des Diptérocécidies des Genévriers (avec quarante-six figures dans le texte), par M. C. Houard 198

Les cécidies du *Rhopalomyia Millefolii* H. Lw. (avec onze figures dans le texte), par M. Aug. Daguillon 241

Pages

Recherches expérimentales sur les principes actifs de la Garance, par M. W. Russell. 254

Le système radiculaire de l'*Euphorbia Intisy* (avec cinq figures dans le texte), par MM. Marcel Dubard et René Viguier. 260

Sur l'hétérostylie de la Pulmonaire officinale (avec trois figures dans le texte), par M. Edmond Gain. 272

Les plantes du plateau de Nilghirris (Inde méridionale) comparées à celles des environs de Paris (avec seize figures dans le texte), par M. Gaston Bonnier 289

Contribution à la biologie des entomophytes, par M. Marcel Mirande 304

Recherches sur la germination des spores et la conjugaison chez les levures (avec nombreuses figures dans le texte et quatre planches, Pl. 6 à 9), par M. A. Guilliermond . . 337

Sur la sensibilité de l'appareil chlorophyllien des plantes ombrophiles et ombrophobes (avec figure dans le texte et deux planches, Pl. 10 et 11), par M. W. Lubimenko. . 381

I. Historique. 382

II. Expériences à la lumière artificielle 391

III. Expériences à la lumière naturelle diffuse faible. 402

IV. Expériences à la lumière diffuse forte et au soleil direct. 407

V. Spectres d'absorption de la chlorophylle des plantes étudiées 412

VI. Conclusions 414

Contribution à l'étude des causes qui provoquent l'odeur de moisi des grains et des fourrages, par M. D. Brocq-Rousseu. 417

Rôle circulatoire des méats intercellulaires dans les cotylédons des Légumineuses au début de la germination, par M. H. Joffrin. 421

Recherches sur la naissance des feuilles et sur l'origine foliaire de la tige (avec nombreuses figures dans le texte et planches), par M. Léon Flot.

Introduction 449

Pages
Bibliographie. 451
Historique. 454
Mode opératoire 471
Première partie : Mode de développement des feuilles.
A. Plantes à feuilles opposées 519
Lonicera Caprifolium.
I. Étude de la feuille. 520
La Menthe poivrée basiliquée (avec deux planches, Pl. 12 et 13), par M. Marin Molliard 472
Sur la production des tubercules aériens de la Pomme de terre (avec figure dans le texte), par M. L. Blaringhem . 501
Remarques anatomiques sur *Linaria* × *striato-vulgaris* (avec seize figures dans le texte), par M. Aug. Daguillon . . 508

TABLE DES REVUES

DES TRAVAUX FRANÇAIS ET ÉTRANGERS

Pages

Revue des travaux d'anatomie parus de 1897 à 1902 (avec figures dans le texte), par M. H. Ricôme.

I. La cellule. Les phénomènes intimes de la reproduction *(suite)*.

Homologies des tissus dans le sac embryonnaire des Phanérogames. . 283
Parthénogenèse. 286
Apogamie et aposporie. 332
Amidon 334, 377
Membrane cellulaire 378, 440
Origine des mucilages, gommes et résines. 443

II. Les tissus.

Épiderme 446, 536
Lenticelles 537
Organes de sudation ; Hydathodes . . 539

Revue des travaux de tératologie végétale parus de 1895 à 1899 (avec figures dans le texte), par M. C. Houard.

I. Généralités. 86
II. Tératologie des Champignons 88
III. Tératologie des Algues et des Lichens. . . . 92
IV. Tératologie des Muscinées 94
V. Tératologie des Cryptogames vasculaires . . 95. 137
VI. Tératologie de la racine 139

VII. Tératologie de la tige :

1. Déformation générale de la plante . 143, 179
2. Structures anormales 180
3. Fasciation 183
4. Tératologie expérimentale 185
VIII. Tératologie de la feuille 190, 277
IX. Tératologie de l'inflorescence 326, 434
X. Tératologie de la fleur 438, 544

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS LE TOME DIX-SEPTIÈME

Planches 1 à 4. Mycorhizes endotrophes.

Planche 5. Liane de *Humulus Lupulus* bisexuée.

Planche 6. *Saccharomyces Ludwigii.*

Planche 7. Levure de Johannisberg II.

Planche 8. Levure de Johannisberg II et *Saccharomyces Saturnus.*

Planche 9. *Schizosaccharomyces octosporus, S. mellacei* et *Zygosaccharomyces.*

Planche 10. Pin silvestre, Bouleau, Tilleul, Sapin.

Planche 11. *Tilia*, *Abies*, *Betula* et *Pinus* à la lumière artificielle, ordinaire diffuse et du soleil direct. — Spectres d'absorption de la chlorophylle.

Planche 12. Menthe poivrée : rameau normal et rameau basiliqué.

Planche 13. *Eriophyes Menthæ* et Menthe poivrée.

TABLE DES ARTICLES ET DES REVUES

PAR NOMS D'AUTEURS

Pages

Blaringhem (L.). Sur la production des tubercules aériens de la Pomme de terre 501

Bonnier (Gaston). Remarques sur la comparaison entre les Angiospermes et les Gymnospermes. . 97

— Les plantes du plateau des Nilghirris (Inde méridionale) comparées à celles des environs de Paris 289

Brocq-Rousseu (D). Contribution à l'étude des causes qui provoquent l'odeur de moisi des grains et des fourrages 417

Brunotte (Camille). Sur une liane du Houblon (*Humulus Lupulus*] hermaphrodite 109

Daguillon (Aug.). Les cécidies du *Rhopalomyia Millefolii* H. Lw. 241

— Remarques anatomiques sur *Linaria* × *striato-vulgaris*. 508

Daniel (Lucien) et **Laurent** (Charles). Composition comparée des moûts du Verdot greffé et franc de pied. 165

Dubard (Marcel) et **Viguier** (René). Le système radiculaire de l'*Euphorbia Intisy*. . . . 260

Ducamp (L.). Fleurs anormales d'*Agave americana*. . . . 116

Flot (Léon). Recherches sur la naissance des feuilles et sur l'origine foliaire de la tige 449, 519

Gain (Edmond). Sur l'hétérostylie de la Pulmonaire officinale. 272

Gallaud (J). Études sur les mycorhizes endotrophes . 5, 66, 123
223, 313, 423, 479

Pages

GATIN (C. L.). Quelques cas de polyembryonie chez plusieurs espèces de Palmiers 60

GUILLIERMOND (A.). Recherches sur la germination des spores et la conjugaison chez les levures . . 337

HOUARD (C.). Caractères morphologiques et anatomiques des diptérocécidies des Genévriers 198

— Revue des travaux de tératologie végétale parus de 1895 à 1899...... 86, 137, 179, 277, 326, 434, 544

JOFFRIN (H.). Rôle circulatoire des méats intercellulaires dans les cotylédons des Légumineuses au début de la germination 421

JUMELLE (Henri). De l'influence des endophytes sur la tubérisation des *Solanum* 49

LAURENT (Charles). (Voyez Daniel).

LECLERC DU SABLON (M.). Recherches physiologiques sur le fruit des Cucurbitacées . . . 145

— Sur le développement du sporogone des Mousses 193

LUBIMENKO (W.). Sur la sensibilité de l'appareil chlorophyllien des plantes ombrophiles et ombrophobes 381

MAIGE. Sur quelques fleurs anormales d'*Agave mexicana* et d'*Agave vivipara*. 168

MIRANDE (Marcel). Contribution à la biologie des entomophytes 304

MOLLIARD (Marin). La Menthe poivrée basiliquée 472

RICÔME (H.). Revue des travaux d'anatomie parus de 1897 à 1902 . . . . 283, 332, 377, 441, 536

RUSSELL (W.). Recherches expérimentales sur les principes actifs de la Garance 254

VIGUIER (René). (Voyez Dubard).

TABLE ALPHABÉTIQUE

DES NOMS D'AUTEURS DONT LES TRAVAUX ONT ÉTÉ ANALYSÉS DANS LES REVUES DES TRAVAUX FRANÇAIS ET ÉTRANGERS

Explication des abréviations : (*a*) Revue des travaux d'anatomie ; (*t*) Revue de travaux de tératologie végétale.

A

Pages
Abbado (*t*) 191, 551
Acloque (*t*) 89
Allen (*a*). 441
Anthony (*t*) 282
Antony (*a*) 536
Arbaumont (d') (*a*) 377
— (*t*) 436
Arcangeli (*a*). 536
— (*t*). . . 89, 277, 281
Arcularius (*t*) 139
Arnott (*t*). 282

B

Balicka Ivanowska (*a*). . . 284
Baroni (*t*). 439
Beauverie (*t*). 548
Beck (G. von) (*t*). 437
Behrens (*t*) 138
Beissner (*t*) 280
Bernard et Chodat (*a*) . . . 333
Bertaut et Dethan (*t*) . . . 278
Beyer (*t*) 327, 437
Biermann (*a*). 445
Boirivant (*t*). . . 141, 142, 189
Bois (*t*) 550
Boldt (*t*) 437
Bolle (*t*) 436
Bonnet (*t*). 184
Bonnet et Ravaz (*a*) 378
Bordage (*t*) 554
Borg (*t*) 179

Pages
Bornet (*t*). 435
Böttcher (*t*) 437
Boudier (*t*) 88
Boulet (*a*). 334
Boullu (*t*). 96
Boussus et Hubert (H. d') (*t*). 281
Bouvet (*t*). 281
Boyer (*t*) 331
Brand (*t*). 93
Brenner (*t*) 179
Breuil (*t*). 192
Briquet (J.) (*a*). 542
— (*t*). 328
Brunnthaler (*t*). 91
Buchenau (*t*). 545
Buck (*a*) 447
Buscalioni (*a*) 378
Bütschli (*a*) 335

C

Campbell (*a*). . . . 282, 284
Camus (E. G.) (*t*) 551
Candolle (C. de) (*t*) 86
Cardonna (*t*). 183
Carrington (*t*) 436
Chabert (*t*) 330
Chester (M^{me}) (*a*). 536
Chifflot (*t*). 434
Chodat (*t*). 181
Chodat et Bernard (*a*) . . . 333
Christ (*t*). 179, 436
Copeland (*a*). 540

Pages
Copineau (*t*) 330
Cornaz (*t*) 328, 545
Correns (*t*) 95
Costerus (*t*) 139, 277

D

Daguillon (*a*) 446
— (*t*) 191, 192
Dethan et Bertaut (*t*) 278
Devaux (*a*) 441, 537
Diedicke (*t*) 552
Dingler (*t*) 184
Dumm (*a*) 446

F

Fantozzi (*t*) 439
Filarsky (*t*) 179
Finet (*t*) 544
Fischer (Hugo) (*a*) 335
Forest-Heald (F. de) (*t*) 94
Frank (*t*) 187
Fujii (*t*) 180, 553

G

Gabelli (*t*) 96, 143, 192
Gallardo (*t*) 330
Gardiner (*a*) 380
Gardiner et Hill (*a*) 380
Gauchery (*t*) 143
Geisenheyner (*t*) 96
Géneau de Lamarlière (*t*) 90, 137, 143, 183, 190, 277, 326, 545
Gérard (*t*) 329
Giard (*t*) 92, 554
Gillot (*t*) 95, 280
Gillot et Parmentier (*t*) 550
Godfrin (*t*) 90
Goebel (*t*) 87, 94
Goffart (*a*) 542
Goldfluss (M$^{\text{lle}}$) (*a*) 284
Grélot (*t*) 438
Griffon (*t*) 188
Grignan (*t*) 550
Groom (*a*) 540
Guebhard (*t*) 95
Guillon (*t*) 282

H

Pages
Haberlandt (*a*) 540, 542
Hanausek (*a*) 444
Hannig (*a*) 539
Hedlung (*a*) 542
Heim (*t*) 138
Henry (*t*) 182
Hering (*t*) 190
Hildebrand (*t*) 544
Hill et Gardiner (*a*) 380
Hirsch (*a*) 446
Hochreutiner (*t*) 277, 439
Hölke (*a*) 445
Hubert (H. d') et Boussus (*t*) 281
Hunger (*a*) 445

I

Ikeda (*a*) 284

J

Jacobasch (*t*) 91, 191, 546, 547
Jacob de Cordemoy (*t*) 280
Johnson (*a*) 283
Jost (*t*) 546
Juel (*a*) 284, 286

K

Keissler (C. von) (*t*) 184, 279
Keller (*t*) 191, 328
Kelsey (*t*) 192
Kny (*t*) 187
Köhne (*t*) 447
Kolb (O. von) (*t*) 139
Kraemer (*a*) 334, 335
Krasser (*t*) 545
Kruch (*a*) 443
Küster (*t*) 93

L

Lagerheim (von) (*a*) 334
Langle (*a*) 333
Lassimonne (*t*) 435
Leclerc du Sablon (*a*) 336
Lenze (*t*) 280
Lignier (*t*) 279, 436
Lindemuth (*t*) 282, 437

Pages
Lloyd (F.-É.) (*t*) 279
Longo (*a*) 443
Lopriore (*t*) 140, 185
Lotsy (*a*) 285, 333
Löwer (*t*) 279
Ludwig et Magnus (*t*) 89
Lutz (*t*) 327, 435, 549

M

Macchiati (*a*) 378
Magnus et Ludwig (*t*) 89
Malinvaud (*t*) 183
Mangin (*a*) 443
Marty (*t*) 191, 279
Massalongo (*t*) 438, 439, 440, 546
Massari (*t*) 191
Massart (*t*) 91, 92, 93, 94, 137, 185
Masters (*t*) 280
Matteucci (*a*) 537
Maûle (*t*) 188
Maxon (*t*) 137
Mer (*t*) 182
Meyer (A.) (*a*) 542
Miehe (*a*) 447
Minden 543
Miyake (*a*) 378
Molliard (*t*) 548, 552, 553
Montemartini (*t*) 550
Moreillon (*t*) 179
Mottareale (*t*) 184
Murbech (*a*) 287
Murr (*t*) 436, 547

N

Nathansohn (*a*) 286
Nestler (*a*) 443
— (*t*) 184
Nicotra (*t*) 440
Nowacki (*t*) 282

O

Offner (*t*) 434
Olivier (*t*) 95
Osterwalder (*a*) 283
Overton (*a*) 288

P

Pages
Paoletti (*t*) 191, 440
Parmentier et Gillot (*t*) 550
Patouillard (*t*) 91
Penzig (*t*) 139, 328
Peter (*a*) 336
Petersen (*t*) 184
Plowright (*t*) 90
Pons (*t*) 547
Poulsen (*t*) 140
Preaubert (*t*) 281
Préda (*a*) 284, 435, 439
Preuschoff (*t*) 280
Puriewitsch (*a*) 335

R

Rabaud (*t*) 192
Ravaz et Bonnet (*a*) 378
Raymondaud (*t*) 280
Reinhardt (*a*) 442
Richards (H. M.) (*t*) 88
Robinson (*t*) 436
Rolland (*t*) 89
Rosenberg (*a*) 444
Ross (*t*) 547
Rothert (*a*) 335
Roze (*t*) 280
Russell (*t*) 327

S

Salter (*a*) 377
Schenck (*t*) 181
Schilbersky (*t*) 547
Schröter (*t*) 179
Schwabach (*a*) 444
Schwerin (F. von) (*t*) 282
Secall (*t*) 180
Seemen (O. von) (*t*) 552
Seynes (J. de) (*t*) 88
Shaw (*a*) 286
Shibata (*a*) 542
Shimek (*t*) 552
Small (*t*) 279
Soane (*t*) 549
Sokolowa (*a*) 378

Pages

Sommier (*t*) 440, 545
Sorauer (*t*) 278
Sostaric (*t*) 552
Souché (*t*) 330
Spanjer (*a*) 540
Stansfield (*t*). 138
Strasburger (*a*) 379
Swingle (*a*) 333

T

Tchouproff (*t*) 181
Thesleff (*t*) 282
Theuiller (*t*) 282
Thomas (F.) (*t*) 279
Timberlake (*a*) 380
Tischler (*a*) 380, 442
— (*t*) 437
Tittmann (*t*) 187
Townsend (*t*). 92, 95
Treichel (*t*) 437
Treub (*a*). 332
Tschirch (*a*) . . . 334, 444, 445
Tubœuf (*a*) 537

U

Underwood (*t*) 137

Pages

V

Van Tieghem (*a*) 332
Vaullegard (*t*) 277
Vidal (*t*) 544
Viviand-Morel (*t*). 184, 328, 434
435, 438, 440, 546, 547
Vöchting (*t*) 545
Voglino (*t*) 89
Vries (H. de) (*t*) 547
Vuillemin (*t*). 547

W

Weberbauer (*t*) 552
Weinrowsky (*a*). 543
Weisse (*a*) 537
— (*t*) 189, 439
Westermaier (*a*). . . . 283, 447
Wieler (*a*) 537
Wildeman (E de) (*t*) 92
Wilkelmann (*t*) 437
Wilson (*t*) 279
Winckler (*a*). 377
Wittmack (*t*). 436, 437
Wulff (*a*) 448

450 — Lille, imp. Le Bigot Frères. Le Gérant, Th. Clerquin.

MODE DE PUBLICATION & CONDITIONS D'ABONNEMENT

La **Revue générale de Botanique** paraît le 15 de chaque mois et chaque livraison est composée de 32 à 48 pages avec planches et figures dans le texte.

Le prix annuel (payable d'avance) est de :

20 fr. pour Paris, les Départements et l'Algérie.

22 fr. 50 pour l'Étranger.

Aucune livraison n'est vendue séparément.

Adresser les demandes d'abonnements, mandats, etc., à M. l'Administrateur de la LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT, 1, rue Dante, à Paris.

Adresser tout ce qui concerne la rédaction à M. Gaston BONNIER, professeur à la Sorbonne, 15, rue de l'Estrapade, Paris.

Il sera rendu compte dans les revues spéciales *des ouvrages, mémoires ou notes dont un exemplaire aura été adressé au Directeur de la Revue générale de Botanique. De plus l'ouvrage envoyé sera annoncé immédiatement sur la couverture.*

Les auteurs des travaux insérés dans la *Revue générale de Botanique* ont droit gratuitement à vingt-cinq exemplaires en tirage à part.

Librairie Générale de l'Enseignement, 1, rue Dante, Paris.

VIENT DE PARAITRE :

COURS
DE
BOTANIQUE
Phanérogames

CELLULE ET TISSUS ; MORPHOLOGIE ; ANATOMIE ;
CLASSIFICATION ; FAMILLES DE PHANÉROGAMES ;
APPLICATIONS AGRICOLES, INDUSTRIELLES, MÉDICALES ;
PALÉONTOLOGIE ; HISTORIQUE

par MM.

GASTON BONNIER
MEMBRE DE L'INSTITUT (Académie des Sciences)
PROFESSEUR DE BOTANIQUE
A LA SORBONNE

LECLERC DU SABLON
PROFESSEUR DE BOTANIQUE
A L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE
DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES

A L'USAGE
des Élèves des Universités, des Écoles de Médecine et de Pharmacie,
et des Écoles d'Agriculture

Avec 2389 figures inédites
par J. POINSOT et A. MILLOT

Un volume de 1.332 pages in-8. — Prix *(franco)*. **20 fr.**

On peut souscrire dès à présent à la Deuxième Partie du COURS DE BOTANIQUE (Cryptogames, Physiologie, Géographie botanique, etc.).

L'ouvrage paraîtra en fascicules et formera un volume d'environ 1.500 pages in-8 et renfermant plus de 2.000 figures, la plupart dessinées d'après nature.

Prix de Souscription au COURS DE BOTANIQUE (2^e Partie). 15 fr.

(Une fois l'ouvrage terminé, le prix sera augmenté)

On ne peut plus actuellement souscrire qu'à la Deuxième Partie du COURS DE BOTANIQUE, aux conditions ci-dessus.

IMP. LE BIGOT FRÈRES

MODE DE PUBLICATION & CONDITIONS D'ABONNEMENT

La **Revue générale de Botanique** paraît le 15 de chaque mois et chaque livraison est composée de 32 à 48 pages avec planches et figures dans le texte.

Le prix annuel (payable d'avance) est de :

20 fr. pour Paris, les Départements et l'Algérie.

22 fr. 50 pour l'Étranger.

Aucune livraison n'est vendue séparément.

Adresser les demandes d'abonnements, mandats, etc., à M. l'Administrateur de la LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT, 1, rue Dante, à Paris.

Adresser tout ce qui concerne la rédaction à M. Gaston BONNIER, professeur à la Sorbonne, 15, rue de l'Estrapade, Paris.

Il sera rendu compte dans les revues spéciales *des ouvrages, mémoires ou notes dont un exemplaire aura été adressé au Directeur de la Revue générale de Botanique. De plus l'ouvrage envoyé sera annoncé immédiatement sur la couverture.*

Les auteurs des travaux insérés dans la *Revue générale de Botanique* ont droit gratuitement à vingt-cinq exemplaires en tirage à part.

PRINCIPAUX COLLABORATEURS

DE LA

Revue générale de Botanique

AUBERT, docteur ès sciences.

BATTANDIER, professeur à l'École de médecine d'Alger.

BÉDÉLIAN, préparateur à Saint-Pétersbourg.

BERNARD, maître de Conférences à la Faculté des Sciences de Caen.

BOERGESEN, docteur ès sciences de l'Université de Copenhague.

BONNIER (Gaston), membre de l'Académie des Sciences.

BORNET, membre de l'Académie des Sciences.

BOUDIER, président de la Société de Mycologie.

BOUTROUX, professeur à la Faculté des Sciences de Besançon.

BRIQUET, prof. à l'Université de Genève.

BRUNOTTE, chargé de cours à l'École de pharmacie de Nancy.

CHAUVEAUD, directeur-adjoint à l'École des Hautes-Études.

COSTANTIN, professeur au Muséum.

COUPIN, chef de travaux à la Sorbonne.

DAGUILLON, professeur-adjoint à la Sorbonne.

DANIEL, professeur à la Faculté des Sciences de Rennes.

DASSONVILLE, docteur ès sciences.

DEVAUX, professeur-adjoint à l'Université de Bordeaux.

DRAKE DEL CASTILLO (E.)

DUFOUR, directeur-adjoint du Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau.

ERIKSSON (Jakob), professeur à l'Académie royale d'Agriculture de Suède.

FINET, préparateur au Muséum.

FLAHAULT, professeur à l'Université de Montpellier.

FLOT, docteur ès sciences.

FOCKEU, profes. à l'Université de Lille.

Friedel (Jean), docteur ès sciences.

Gain, professeur-adjoint à l'Université de Nancy.

Géneau de Lamarlière, professeur à l'École de médecine de Reims.

Giard, membre de l'Académie des Sciences.

Goldberg, docteur ès sciences de l'Université de Varsovie.

Goldflus (M^{lle} Mathilde), assistant à l'Institut botanique de Léopold.

Grélot, professeur à l'Ecole supérieure de pharmacie de Nancy.

Griffon, professeur à l'École supérieure d'Agriculture de Grignon.

Guignard, membre de l'Académie des Sciences.

Guilliermond, docteur ès sciences.

Heckel, prof. à l'Université de Marseille.

Henry, prof. à l'École forestière de Nancy.

Hérissey, chef de travaux à l'École supérieure de Pharmacie de Paris.

Hervier (l'abbé Joseph).

Hickel, garde général des forêts.

Hochreutiner, docteur ès sciences de l'Université de Genève.

Houard, préparateur à la Sorbonne.

Houlbert, docteur ès sciences.

Hue (l'abbé), lauréat de l'Institut.

Hy (l'abbé), professeur à la Faculté catholique d'Angers.

Jaccard, professeur à l'Université de Lausanne.

Jacob de Cordemoy (H.), chargé de cours à l'Université de Marseille.

Janczewski (de), professeur à l'Université de Cracovie.

Jonkman, de l'Université d'Utrecht.

Jumelle, professeur-adjoint à la Faculté des Sciences de Marseille.

Kolderup-Kosenvinge, docteur ès sciences, de l'Université de Copenhague.

Kovessi, inspecteur de la viticulture de Hongrie.

Lagerheim (de), prof. à l'Université de Quito.

Laurent, professeur à l'École de médecine de Reims.

Leclerc du Sablon, doyen de la Faculté des Sciences de Toulouse.

Léger, docteur ès sciences.

Lesage, maitre de Conférences à l'Université de Rennes.

Lothelier, docteur ès sciences.

Lund, de l'Université de Copenhague.

Macmilian (Conway), professeur à l'Université de Minnesota.

Magnin, prof. à l'Univers. de Besançon.

Maige, professeur à l'École supérieure des Sciences d'Alger.

Marmier, docteur ès sciences.

Masclef, conservateur des collections botaniques de la Sorbonne.

Matruchot, prof.-adjoint à la Sorbonne.

Mer, directeur de la Station forestière de l'Est.

Mesnard, professeur à l'École de médecine de Rouen.

Molliard, maitre de Conférences à la Sorbonne.

Morkowine, docteur ès sciences, Marbourg.

Palladine, prof. à l'Université de Saint-Pétersbourg.

Parmentier, professeur-adjoint à la Faculté des Sciences de Besançon.

Paulsen (O^{ve}), docteur ès sciences de l'Université de Copenhague.

Posternak, docteur ès sciences de l'Université de Zurich.

Poulsen, docteur ès sciences de l'Université de Copenhague.

Prillieux, membre de l'Académie des Sciences.

Prunet, prof. à l'Université de Toulouse.

Rabot (Charles), explorateur.

Ray, maitre de conférences à l'Université de Lyon.

Richter (André), assistant à l'Université de Saint-Pétersbourg.

Ricôme, maître de Conférences à l'Université de Lille.

Russell (William), docteur ès sciences.

Sabline, de l'Université de Saint-Pétersbourg.

Seignette, docteur ès sciences.

Smirnoff, de l'Université de St-Pétersbourg.

Téodoresco, docteur ès sciences.

Thouvenin, professeur à l'École de médecine de Besançon.

Trabut, prof. à l'École de médec. d'Alger.

Vallot (J.), directeur de l'Observatoire du Mont-Blanc.

Van Tieghem, membre de l'Académie des Sciences.

Viala, prof. à l'Institut agronomique.

Vries (Hugo de), professeur à l'Université d'Amsterdam.

Vuillemin, professeur à la Faculté de médecine de Nancy.

Warming, prof. à l'Univ. de Copenhague.

Zeiller, membre de l'Académie des Sciences.

Lille. — Imp. LE BIGOT frères.